P 260 C 1
2e ex

ISBN 2-85653-019-2

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME 104

Ph. BODIN

LES PEUPLEMENTS DE COPÉPODES HARPACTICOÏDES (CRUSTACEA) DES SÉDIMENTS MEUBLES DE LA ZONE INTERTIDALE DES CÔTES CHARENTAISES (ATLANTIQUE)

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Ve)

1977

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

R 260 C1

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Série A, Zoologie, Tome 104

LES PEUPLEMENTS DE COPÉPODES HARPACTICOÏDES (CRUSTACEA) DES SÉDIMENTS MEUBLES DE LA ZONE INTERTIDALE DES CÔTES CHARENTAISES (ATLANTIQUE)

par

Ph. BODIN *

Attaché de Recherches au C.N.R.S.

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	5
Chapitre I. — LE MILIEU	7
A. — Géomorphologie des stations	7
B. — Principaux paramètres écologiques	16
1) La granulométrie	17
a) Les sables	17
b) Les vases	22
2) La perméabilité	23
3) La teneur en eau	24
4) La salinité	25
5) La température	28
6) L'hydrodynamisme	29
7) La teneur en oxygène	30
8) L'alcalinité et l'acidité	30
9) La teneur en matières organiques	31
10) Réactions des animaux	32
Chapitre II. — MÉTHODOLOGIE	34
A. — Prélèvement et traitement des échantillons	34
1) Récolte des échantillons	34
2) Filtration	35
3) Tri à la loupe binoculaire	36
B. — Détermination des Harpacticoïdes	36
C. — Causes d'erreurs	37
D. — Paramètres écologiques	37
E. — Traitement des résultats	38

* *Adresse* : Université de Bretagne Occidentale, Laboratoire d'Océanographie Biologique, 29283 Brest Cédex.

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00132105 7

Source : MNHN, Paris

Chapitre III. — MISE EN ÉVIDENCE ET CARACTÉRISATION DES PEUPLEMENTS 39
A. — Mise en évidence des peuplements 39
I. — Méthode qualitative 39
II. — Méthode quantitative 42
1) Délimitation des peuplements 42
2) Valeur bionomique des peuplements 45
B. Caractérisation des peuplements 46
I. — Caractéristiques externes 47
II. — Caractéristiques internes 47
1) Les caractéristiques générales 47
a) Indice de diversité 47
b) Homogénéité quantitative 48
2) Les caractéristiques analytiques 48
a) La fréquence 48
b) L'abondance 48
c) La dominance 48
d) L'indice biologique 49
3) Les caractéristiques synthétiques 50
a) Coefficient de présence 50
b) Coefficient de présence-dominance 50
c) Coefficient de fidélité 50
d) Coefficient de corrélation qualitative 51
C. Structure des peuplements 52
1) Classification écologique 52
a) Classification sédimentologique 52
b) Classification halinométrique 52
2) Classification éthologique 53

Chapitre IV. — LES PEUPLEMENTS DE COPÉPODES HARPACTICOIDES 55
A. — Communauté des vases intertidales 55
I. — Faciès des vases sableuses de mode semi-abrité 55
1) Composition faunistique 55
a) Généralités 55
b) Espèces dominantes 56
c) Espèces non-dominantes 56
2) Structure du peuplement 57
3) Hétérogénéité du peuplement 58
a) Variations qualitatives 58
b) Variations quantitatives 58
c) Variations saisonnières 59
4) Peuplements affines 60
5) Conclusions 60
II. — Faciès des vases de mode calme 60
1) Composition faunistique 61
a) Généralités 61
b) Espèces dominantes 61
c) Espèces non-dominantes 61
2) Structure du peuplement 62
3) Hétérogénéité du peuplement 64
a) Variations qualitatives 64
b) Variations quantitatives 64
c) Variations d'une station à l'autre 64
d) Variations saisonnières 64

Source : MNHN, Paris

4) Peuplements affines 65
5) Conclusions 65
III. — Faciès des vases d'estuaires 66
1) Composition faunistique 66
a) Généralités 66
b) Espèces dominantes 67
c) Espèces non-dominantes 67
2) Structure du peuplement 67
3) Hétérogénéité du peuplement 69
a) Variations qualitatives 69
b) Variations quantitatives 69
c) Variations d'un point à un autre de la station des Nauteries 69
d) Variations saisonnières 70
4) Peuplements affines 70
5) Conclusions 71
IV. — Prélèvements atypiques 71
V. — Unité de la communauté des vases intertidales 72
a) Espèces dominantes 73
b) Espèces non-dominantes 73
c) Structure de la communauté 73
B. — Communauté des sables intertidaux 76
I. — Faciès des sables vaseux de mode semi-abrité 76
1) Composition faunistique 76
a) Généralités 76
b) Espèces dominantes 76
c) Espèces non-dominantes 78
2) Structure du peuplement 78
3) Hétérogénéité du peuplement 79
a) Variations qualitatives 80
b) Variations quantitatives 80
c) Variations d'une station à l'autre 80
d) Variations d'un point à l'autre de la station d'Aytré 80
e) Variations saisonnières 81
4) Peuplements affines 81
5) Conclusions 82
II. — Faciès des sables fins propres de mode battu 83
1) Composition faunistique 83
a) Généralités 83
b) Espèces dominantes 84
c) Espèces non-dominantes 84
2) Structure du peuplement 84
3) Hétérogénéité du peuplement 85
a) Variations qualitatives 86
b) Variations quantitatives 86
c) Variations saisonnières 86
4) Peuplements affines 87
5) Conclusions 87
III. — Faciès des sables de haut niveau 88
1) Composition faunistique 88
a) Généralités 88
b) Espèces dominantes 89
c) Espèces non-dominantes 89
2) Structure du peuplement 90
3) Hétérogénéité du peuplement 91
a) Variations qualitatives 91

Source : MNHN, Paris

b) Variations quantitatives 92
c) Variations d'une station à l'autre 92
d) Variations saisonnières 92
4) Peuplements affines 93
5) Conclusions 94
IV. — Prélèvements atypiques 95
V. — Unité de la communauté des sables intertidaux 95
a) Espèces dominantes 96
b) Espèces non-dominantes 97
c) Structure de la communauté 97

Chapitre V. — CONCLUSIONS BIONOMIQUES 100
I. — Composition faunistique des peuplements 100
1) Généralités 100
2) Répartition des familles 102
3) Répartition des espèces 103
II. — Intérêts comparés des méthodes qualitative et quantitative 104
1) Espèces dominantes 104
2) Espèces caractéristiques, électives ou préférantes 105
III. — Valeur biocénotique des peuplements 106
1) Les communautés 106
2) Les faciès 106
IV. — Distribution des peuplements dans les différentes stations 108

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS 111

BIBLIOGRAPHIE 113

TABLEAUX 2, 12, 15, 16, 18, 19, 20, 21, 23, 25, 28, 30, 31, 33, 35, 36, 37, 41, 45, 46, 48, 51, 54, 55, 59 et Index faunistique ..... *in fine.*

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION [1]

Au début de ce siècle, la faune marine du littoral charentais n'était guère connue que par l'abondance des Mollusques comestibles (Guérin, 1905 ; Faideau, 1921). La première approche de bionomie benthique concerne la macrofaune de l'île de Ré (de Beauchamp, 1923). Ce n'est que trente ans plus tard que Baudouin (1949, 1952) réalisait une étude écologique sommaire des hauts niveaux des plages sableuses, cependant que des recherches sédimentologiques étaient menées par Francis-Bœuf (1942, 1947*a*, 1948, 1949) et Bourcart (1953) sur les sédiments de la côte atlantique, en particulier sur les vases.

Puis il fallut attendre une dizaine d'années pour que paraisse la première étude bionomique du macrobenthos de cette région, dûe à Callame (1961*a*). Ce dernier menait d'ailleurs parallèlement des recherches sur les échanges physico-chimiques concernant le milieu interstitiel (Callame, 1960, 1961*b*, 1963, 1967), cependant que des recherches sédimentologiques et hydrologiques étaient entreprises par le Centre de Recherches et d'Études Océanographiques (en particulier dans la Baie de l'Aiguillon), sous la direction de V. Romanovsky.

Aucune étude de méiofaune n'avait donc encore été réalisée sur les côtes comprises entre la Loire et la Gironde lorsque fut entrepris le présent travail. Au nord de la Loire, sur le littoral atlantique, les seules recherches méiofaunistiques sont dûes à Labbé et remontent aux années 1925-1927 : elles concernent les Copépodes des marais salants du Croisic. Au sud de la Gironde, la méiofaune, en particulier les Harpacticoïdes de la côte des Landes et du Bassin d'Arcachon, étaient mieux connus, grâce aux travaux de Delamare Deboutteville, Gerlach et Siewing (1955), Noodt (1955*b*) et, plus récemment, Renaud-Debyzer (1963). Ailleurs, les Copépodes Harpacticoïdes des côtes de France, principalement des environs de Banyuls et de Roscoff, étaient l'objet de nombreuses recherches de la part d'auteurs comme Monard, Chappuis, Delamare Deboutteville, Bocquet, Bozic. Mais la plupart de ces travaux avaient surtout un intérêt qualitatif, sans que l'aspect bionomique quantitatif soit vraiment envisagé.

Dès 1934, cependant, Remane et Schulz avaient émis l'idée que la caractérisation des fonds marins devait prendre en considération ce que l'on appelait alors la « microfaune », très variée et très abondante. Mais, longtemps encore, les travaux consacrés à la bionomie des peuplements benthiques furent fondés uniquement sur le macrobenthos. La taille des représentants de la méiofaune * est en effet un obstacle important ; leur étude exige des techniques très spéciales, longues et minutieuses, qui découragent bon nombre de chercheurs. Il n'est d'ailleurs pratiquement pas possible d'envisager une étude qualitative de l'ensemble de la méiofaune, et les chercheurs doivent se spécialiser dans

1. La présente note est extraite d'une étude générale sur les Copépodes Harpacticoïdes des côtes charentaises, étude qui a fait l'objet d'une thèse de doctorat d'État présentée le 29 mai 1974 à la Station Marine d'Endoume, U.E.R. des Sciences de la Mer et de l'Environnement de Marseille-Luminy.

A ce propos, je tiens à exprimer ma plus vive reconnaissance à Monsieur le Professeur J. M. Pérès qui m'a accueilli dans son laboratoire et m'a donné l'occasion de prospecter une région passionnante à maints égards. Ma gratitude va également à Monsieur le Professeur C. Delamare Deboutteville qui a suivi cette étude de bout en bout et m'a fait bénéficier de sa grande connaissance de la méiofaune. Je tiens également à remercier Monsieur le Professeur A. Bouaillon et Monsieur J. Picard, Directeur de recherches au C.N.R.S., de l'intérêt qu'ils ont témoigné pour ce travail.

Enfin, je remercie le Centre National de la Recherche Scientifique dont l'aide matérielle a permis de réaliser cette étude.

* Terme créé par Mare (1942). Rappelons que le Comité du Benthos, lors du Colloque de Marseille (1963), a proposé de fixer la limite supérieure théorique du méiobenthos à 2 mm.

Source : MNHN, Paris

un groupe déterminé. C'est ce qui explique la création de quelques équipes, comme celle de Kiel, créée autour de W. Noodt.

Les travaux consacrés à la méiofaune sont donc restés très longtemps sporadiques et purement qualitatifs, surtout en ce qui concerne les Harpacticoïdes. Pour quelques groupes, cependant, des peuplements caractéristiques ont été mis très tôt en évidence, en particulier chez les Nématodes (Filipjev, 1918). C'est peu après les recherches menées conjointement par Bacesco *et al.* (1957) que Wieser et Sanders (1960) inaugurent une coopération fructueuse entre macro- et méiobenthologues au cours de leurs « benthic studies in Buzzards bay ». Cet exemple est suivi, peu après, par Renaud-Debyser et Salvat (1963), puis par Wigley et McIntyre (1964) et enfin, par Guille et Soyer (1968). Dès lors, les recherches concernant le méiobenthos prennent un caractère quantitatif et bionomique de plus en plus affirmé. Vers 1960, Por est le premier à employer le terme d' « isocommunauté » pour désigner comparativement les peuplements de Copépodes Harpacticoïdes de la Mer Noire, des côtes d'Israël et du Skagerak. Certains auteurs (Battaglia, Fahrenbach, Bozic, Volkmann-Rocco, Fenchel, Jansson, Lasker *et al.*, Barnett, Coull et Vernberg, etc...) orientent également leurs recherches vers les aspects biologiques, génétiques et éthologiques, peu envisagés jusqu'alors. En ce qui concerne plus spécialement la zone intertidale, des synthèses remarquables de tous ces travaux ont été réalisées par Remane (1933, 1951), Delamare Deboutteville (1960) et, plus récemment, par McIntyre (1969) et Pollok (1971).

L'intérêt de recherches menées conjointement sur le macro- et le méiobenthos est évident, car elles conduisent tout naturellement à examiner les rapports qualitatifs et quantitatifs qui existent toujours entre eux. C'est le but que Faure et moi-même nous étions fixé en abordant l'étude des côtes charentaises en 1965. Bien que nous ayons dû restreindre notre champ d'investigation, plusieurs plages de ce littoral ont ainsi été prospectées à marée basse. Malheureusement, cette collaboration a été interrompue trop tôt, et les travaux de Faure (1970) ne concernent qu'une partie des plages étudiées dans le présent travail.

Dans le premier chapitre de ce mémoire, je me suis attaché à décrire le milieu dans lequel les recherches ont été menées et à préciser les variations des divers paramètres abiotiques de l'environnement. Puis, après avoir décrit les techniques d'étude employées, je me suis efforcé de mettre en évidence les différents peuplements de Copépodes Harpacticoïdes des substrats meubles de la zone intertidale, en essayant de dégager les principaux facteurs écologiques qui en régissent la distribution, tout en les comparant aux peuplements équivalents reconnus de par le monde.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE I

LE MILIEU

Ce chapitre comprendra tout d'abord une description des différentes stations choisies en fonction des buts que je m'étais fixés au début de ce travail.

Il comprendra ensuite une étude des principaux paramètres écologiques (granulométrie, salinité, teneur en eau, hydrodynamisme, etc...) susceptibles d'intervenir dans l'installation des Copépodes Harpacticoïdes.

Ces différents points ont été envisagés dans le travail de CALLAME (1961*a*), auquel j'ai fait de larges emprunts pour la rédaction du présent chapitre. Les données écologiques de cet auteur seront complétées par les observations que j'ai faites moi-même ou en collaboration avec FAURE, et dont l'essentiel a déjà été publié (FAURE, 1970 ; BODIN, 1970, 1972*a*, 1972*b* et 1973).

A. — GÉOMORPHOLOGIE DES STATIONS

Ce travail a eu pour cadre quelques unes des plages (*sensu lato*) de la région des Pertuis Charentais, région qui comprend les îles de Ré et d'Oléron (figure 1). « Le développement total de ces côtes représente plus de 200 km d'estrans de types très divers, sableux ou vaseux, exposés directement à la houle du large ou très abrités au fond des baies » (CALLAME, 1961*a*).

Les stations étudiées se situent toutes entre la baie de l'Aiguillon (au nord) et l'estuaire de la Charente (au sud) d'une part, et sur le pourtour de l'île de Ré d'autre part. D'autres prélèvements ont été faits plus au sud et sur la côte sud-ouest de l'île d'Oléron, mais les résultats sont trop fragmentaires pour figurer dans cette étude. Mon objectif principal étant de donner un aperçu général de la distribution des Copépodes Harpacticoïdes, j'ai choisi mes stations de façon à :

— représenter des biotopes aussi variés que possible, de la vase pure au sable pur, biotopes qui devaient être, de plus, assez largement répandus dans la région ;

— permettre une mise en évidence des effets éventuels d'un gradient de salinité et, surtout, d'amplitude des variations de la salinité entre Aytré et l'estuaire de la Charente, aux Nauteries ;

— être suffisamment proches de La Rochelle pour que je puisse prospecter deux ou trois plages durant la même marée et, ce, malgré la largeur souvent très grande de la zone intertidale.

Sur la côte du continent lui-même, j'ai ainsi retenu les plages d'Aytré, Châtelaillon, Yves, Fouras-Nord et les Nauteries comme types de plages à sédiments sablo-vaseux et vaseux. Deux prélèvements ont également été effectués dans la baie de l'Aiguillon, pour une comparaison avec les Nauteries.

Les plages sableuses les plus « propres » de la région se trouvent sur la côte de l'île de Ré (indépendamment de celles de l'île d'Oléron). C'est pourquoi j'ai choisi les plages de La Couarde et de Rivedoux pour représenter ce type de sédiment.

D'autres plages ont été prospectées, tant sur la côte continentale, jusqu'à La Coubre, qu'à l'île de Ré et même à l'île d'Oléron. Mais, la plupart du temps, leur éloignement n'a pas permis une prospection régulière, ou bien les inventaires faunistiques n'ont pu être achevés. Cependant, quelques échantillons apporteront des précisions qualitatives intéressantes sur les peuplements du Martrais et du Banc du Bûcheron, à l'île de Ré.

Source : MNHN, Paris

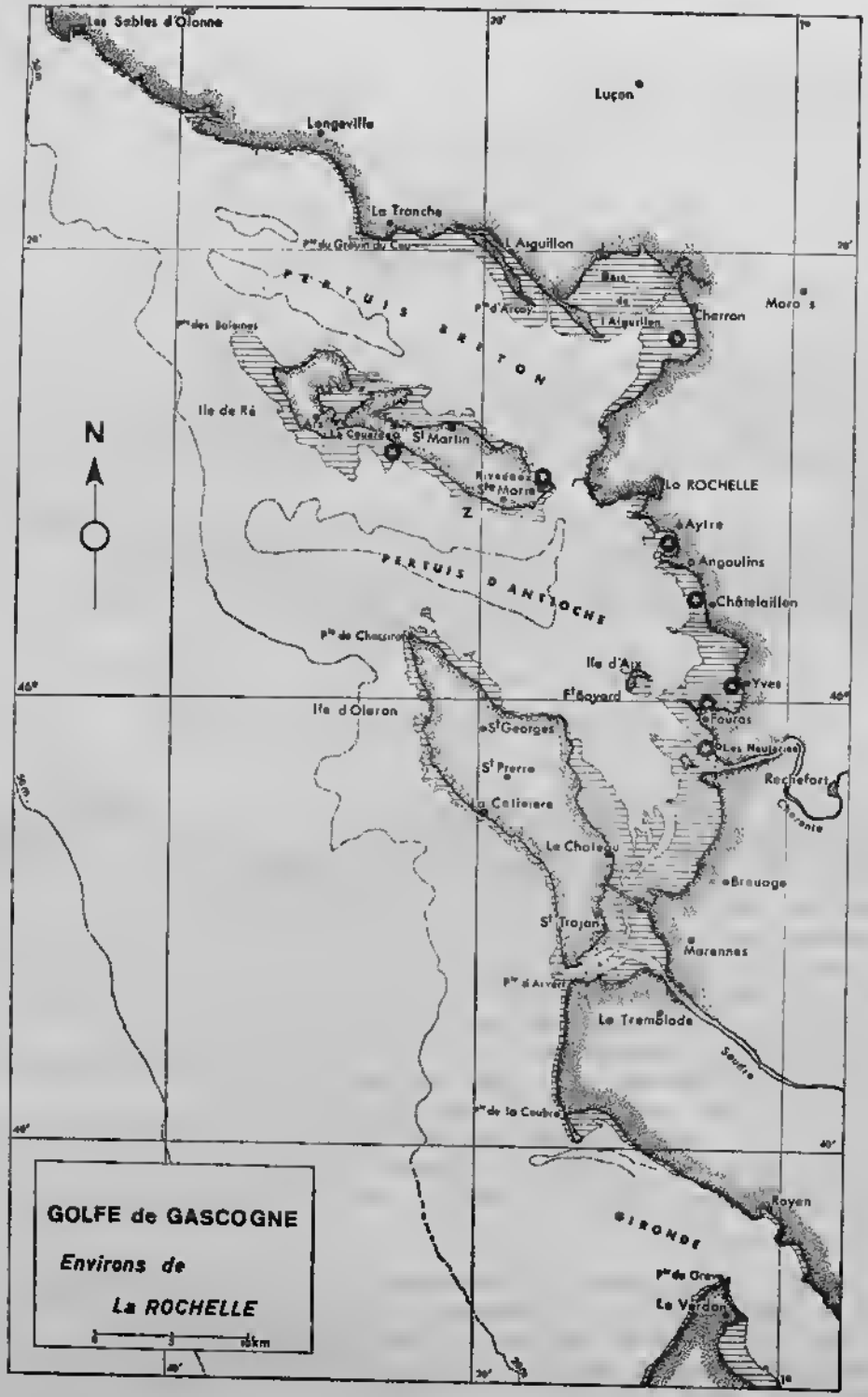


Figure 1.

Source : MNHN, Paris

Voyons donc dans quel cadre géographique se situe chacune des principales stations.

L'Aiguillon

Située au fond du Pertuis Breton, la baie de l'Aiguillon constitue « un vestige de l'ancien golfe Poitevin, en comblement depuis le début du flandrien » (Lorin, 1968). Actuellement, elle forme un vaste estuaire où se rassemblent les eaux de la Sèvre Niortaise et de plusieurs cours d'eau de moindre importance. Les enrochements d'Esnandes, au sud, et surtout la Pointe de l'Aiguillon, au nord-ouest, tendent à fermer cette baie et à en faire un véritable piége à sédiments. Les nombreuses installations de « bouchots » accélèrent le phénoméne, si bien que toute la baie n'est plus qu'une immense vasière, aux rivages souvent imprécis (Bourcart, 1953).

De plus, elle est protégée des tempêtes d'ouest et de sud-ouest par l'île de Ré et présente donc un mode très calme.

J'ai eu l'occasion d'y faire deux prélèvements, dans la partie est, depuis un bateau pneumatique posé sur la vase à marée basse, à environ 550 m du schorre.

Aytré

Située á une dizaine de kilométres au sud de La Rochelle, la plage d'Aytré occupe le fond d'une petite baie presque rectangulaire, ouverte à l'ouest, entre les pointes calcaires de Roux, au nord, et du Chay au sud (figure 2). Au niveau des B.M.V.E., les prolongements de ces pointes l'une vers l'autre ferment presque la baie en formant une sorte de « platier » rocheux. De nombreux parcs à huîtres ont été installés en bordure de ce platier, à l'intérieur de la baie, ne laissant que quelques chenaux pour la circulation de l'eau à basse mer. Vers le large, le plateau rocheux des Duraignes protège bien la baie de la houle d'ouest. La faible pente de l'estran, qui s'étend sur plus de 2 km vers l'est, contribue également à conférer à cette plage un mode généralement calme. Les violentes tempêtes d'ouest s'y font cependant sentir jusqu'à la haute plage sableuse.

En partant de la haute plage, on rencontre successivement, vers l'ouest, les zones suivantes :

— une petite dune sableuse qui sépare la plage des marais de l'arrière-pays ;

— Un cordon de galets et de cailloutis d'une hauteur moyenne de 1,70 m, sur une largeur de 30 m ; il occupe une zone comprise entre le niveau des P.M.G.V.E. (+ 6,50 m) et le niveau des P.M.M.M.E. (+ 4,50 m). Dans la moitié sud de la plage, ce cordon de galets disparait peu à peu sous un sable moyen à grossier. L'horizon des sources se trouve à la base de ce cordon et correspond à une rupture de pente. A cet endroit, le fond se creuse en une légère dépression remplie de sable grossier, plus ou moins vaseux, couvert d'Entéromorphes ;

— un banc de « vase », épais de 10 à 20 cm, qui recouvre un sable grossier riche en débris coquillers, sous lequel on découvre le bri flandrien à faible profondeur. Ce banc de vase, situé au niveau des P.M.M.E., est plus large au nord et, surtout, au sud de la baie qu'au centre, selon le schéma classique d'évolution d'une côte en baie semi-ouverte (Djounkovski et Bojitch, 1959).

— enfin, on trouve la moyenne et la basse plage, composées d'un sable gris, fin, plus ou moins vaseux. La fraction fine devient importante à l'entrée de la baie, là oú sont installés les parcs à huîtres. La zone à *Arenicola marina* s'étend à peu près jusqu'au niveau de mi-marée (Callame, 1961*a* ; Faure, 1970).

Les prélèvements ont été faits, en général, selon l'axe médian de la plage, au niveau des B.M. (+ 0,50 m à + 1 m), au niveau de mi-marée (+ 3 m) et, vers le haut, juste avant le banc de « vase », dans le banc de « vase » lui-même, et au niveau de l'horizon des sources. De plus, quelques prélèvements ont été effectués à la sortie d'un collecteur d'eaux pluviales qui draine les marais de l'arrière-pays, ainsi que près d'un banc rocheux (l'Épée), dans la vasière sud de la plage, et dans un sable grossier près de la Pointe de Roux.

Châtelaillon

Avec cette plage, nous abordons un estran assez analogue à celui d'Aytré, mais d'un niveau moyen plus bas et formé d'un sable plus fin et plus riche en vase (figure 3).

La baie de Châtelaillon s'ouvre largement face á l'ouest, sur une longueur d'environ 5 km, entre la Pointe du Chay, au nord, et la Pointe de Châtelaillon au sud.

La partie nord de cette baie est occupée, sur environ 2,5 km, par des strates de calcaire corallien disposées en pente vers le sud, formant ainsi un estran rocheux en « marches d'escalier » qu'on appelle localement la « banche ».

A la latitude de la limite nord de Châtelaillon, le fond rocheux disparait sous la plage proprement dite. Se superposant à une faible couche de bri flandrien, cette plage n'est pas homogène : elle est constituée par une vaste zone centrale de sable fin, vaseux, s'étendant en pente douce sur une largeur d'environ 1,5 km depuis la digue de bordure jusqu'au niveau des plus basses mers. Enserrant cette étendue sableuse à partir de la

Source : MNHN, Paris

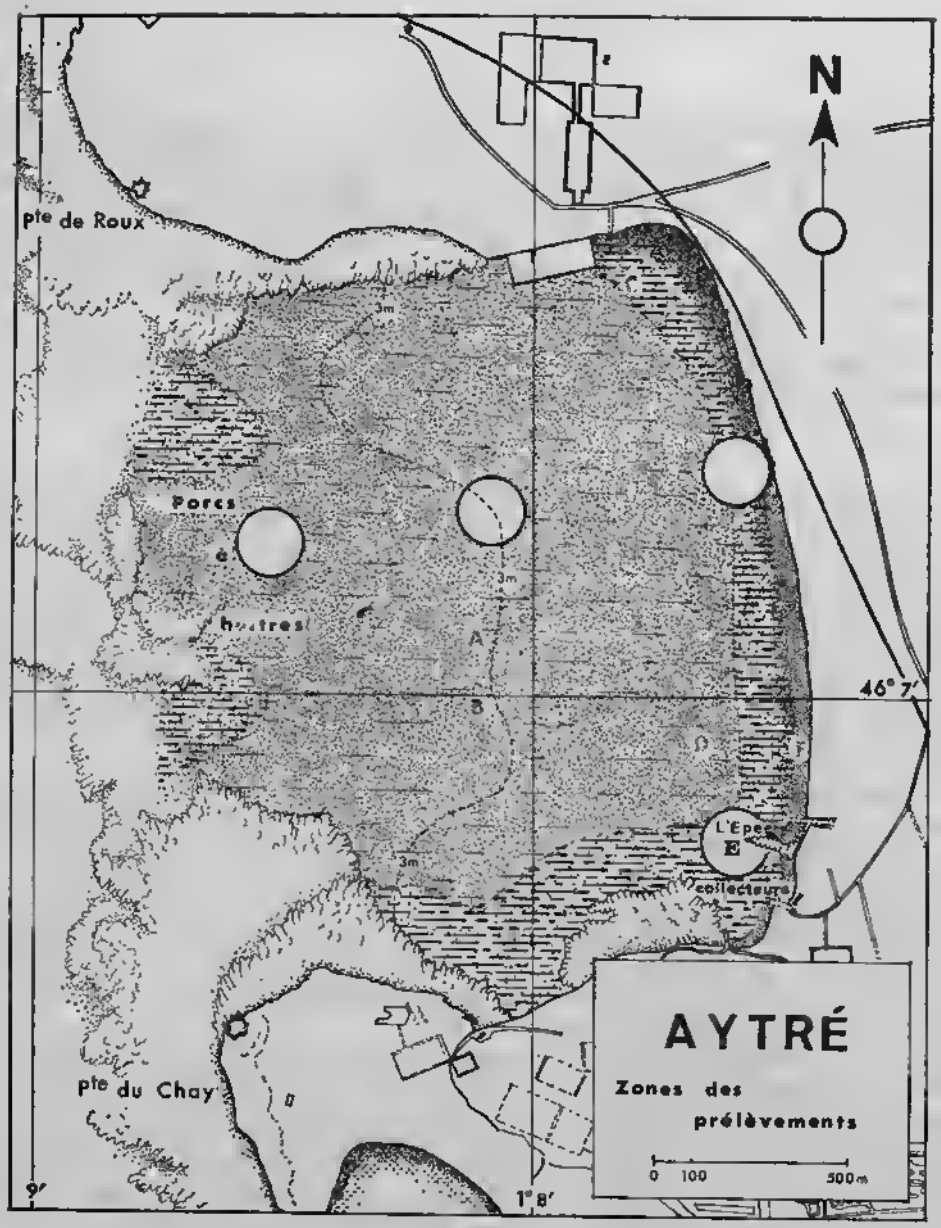


Figure 2.

zone sublittorale *, on trouve deux bancs de vase presque pure, véritables ramifications intertidales de la vasière du large. Cette configuration résulte, comme à Aytré, de l'action de l'hydrodynamisme en haie ouverte (communication personnelle de J. Germaneau).

C'est au niveau de la branche nord de cette zone vaseuse (zone 2 de la figure 3) que la plupart des prélèvements ont été faits. Seul, le premier échantillon avait été prélevé près des parcs à huîtres, dans la branche sud (zone 1 de la figure 3), zone qui a été délaissée depuis en raison des difficultés d'accès.

Enfin, l'avancée rocheuse du Cornard protège la plage, au sud, contre les apports trop importants de vase venant, au jusant, avec les eaux de la Charente. On rencontrera en effet des estrans vaseux de largeur bien plus grande en descendant vers le sud.

* Selon les auteurs anglo-saxons, la zone *sublittorale* est située au-delà du zéro des cartes (B.M.G.V.E.), tandis que la zone *eulittorale* est située au-dessus de ce niveau et correspond en fait à la zone intertidale. Ces termes n'entrent donc pas dans le système d'étagement de Pérès et Picard.

Source : MNHN, Paris

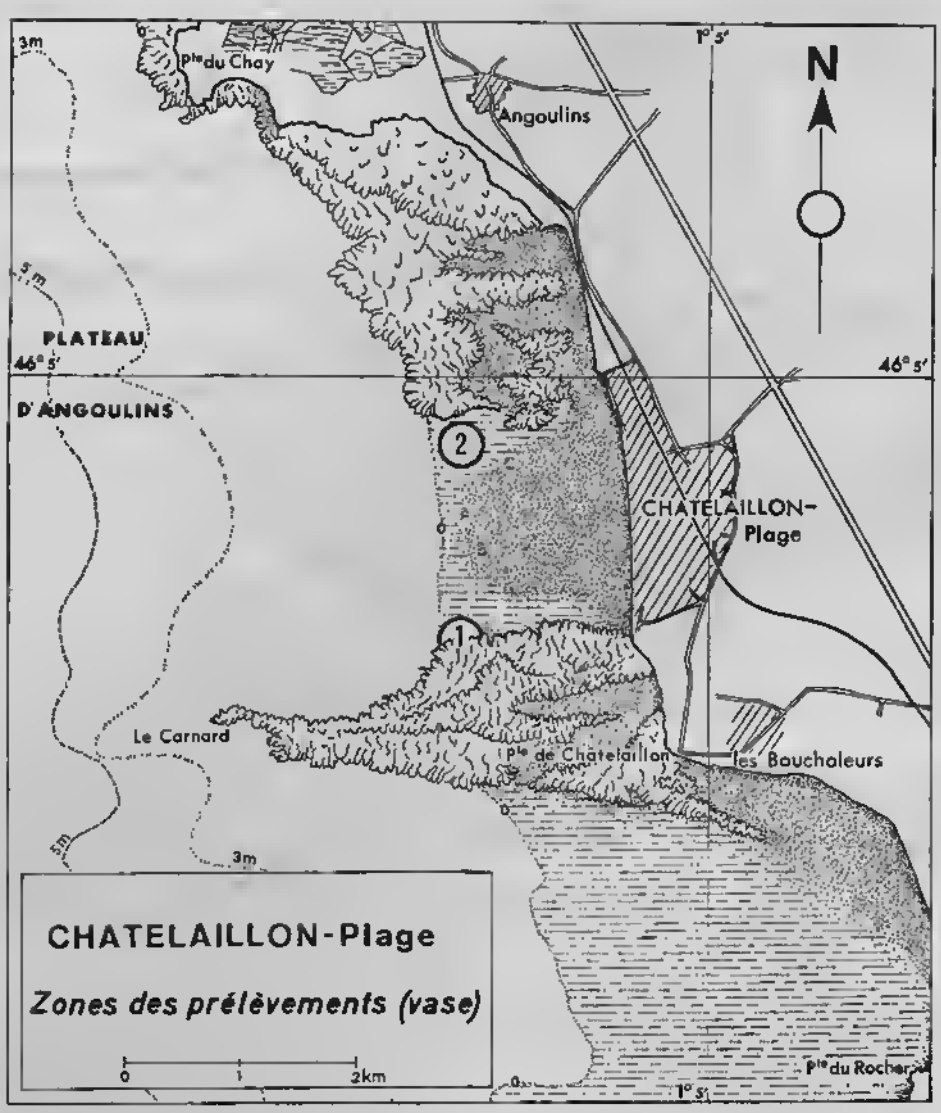


Figure 3.

Cette plage est dono largement exposée aux vents dominants du secteur ouest. Mais la douceur de la pente (l'isobathe — 5 m est à environ 5 km au large !) lui confère un mode relativement calme, surtout dans la zone de prélèvement.

Yves

Faisant suite à celle de Châtelaillon, la baie d'Yves s'ouvre elle aussi face à l'ouest, sur une longueur d'environ 6 km. Elle est limitée, au nord, par les rochers du Cornard et la Pointe de Châtelaillon et, au sud, par la Pointe de l'Aiguille (figure 4).

Citons Callame (1961*a*) : « L'immense estran qui s'étend entre Châtelaillon et Fouras mesure, d'est en ouest, plus de 4 km dans sa plus grande largeur. Il est la continuation, vers la mer, du pays de marais recouvert d'alluvions récentes qui forme la rive droite de la Charente et d'où surgissent, de place en place, les buttes calcaires que nous retrouvons s'avançant vers la mer au Cornard, à l'île d'Aix et à l'île Madame. Un cordon littoral de sable et de galets ferme la plage à l'est, surmontant la terre de bri qui s'enfonce vers l'ouest, sous les sédiments actuels de la plage ».

Source : MNHN, Paris

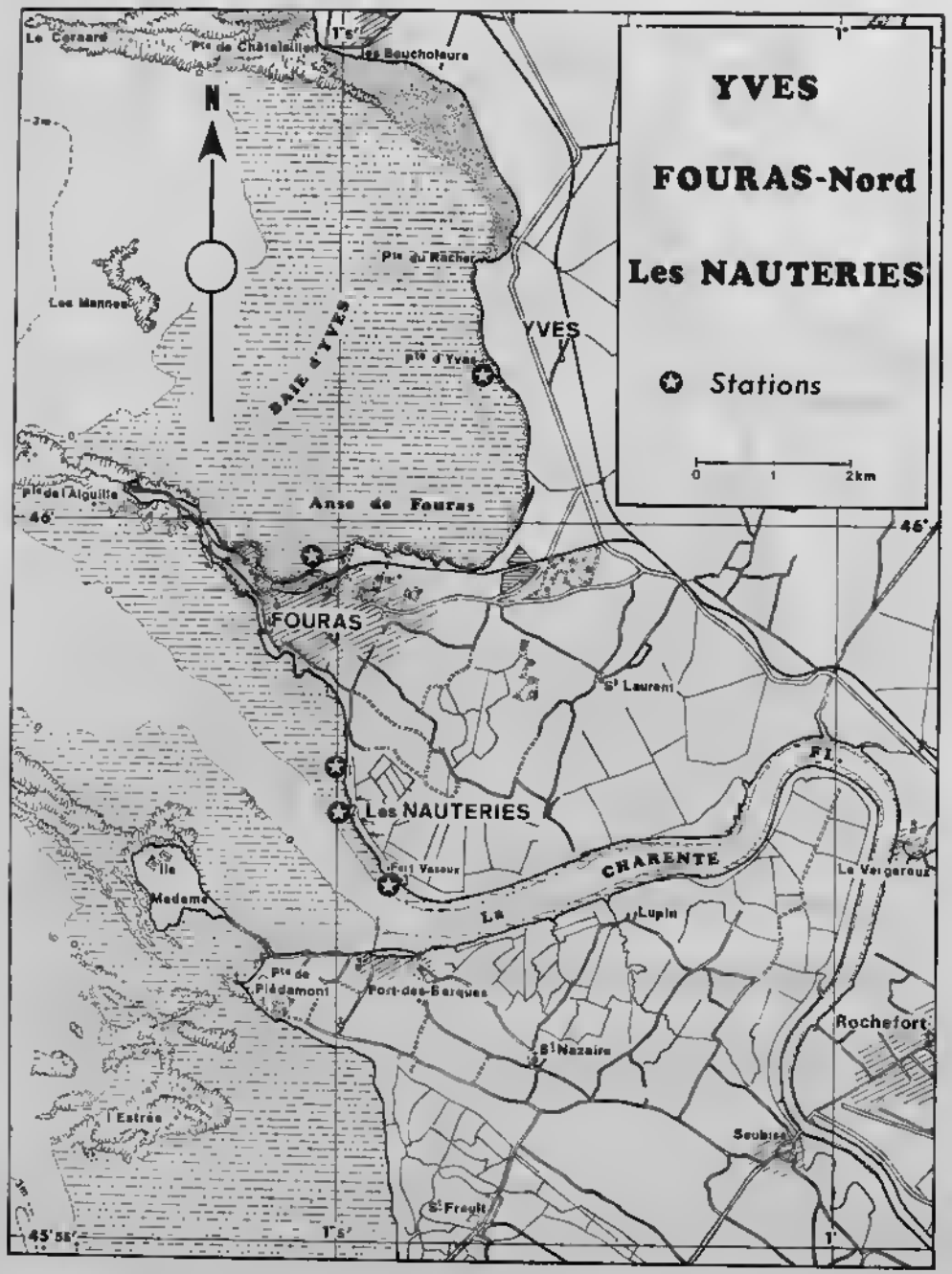


Figure 4.

Au nord, les calcaires et les marnes de Châtelaillon dominent et protègent la petite anse des Boucholeurs. Au centre de cette côte, le rocher d'Yves, isolé au milieu du marais, élève une falaise de calcaire kimméridgien qui forme un saillant vers la large. C'est au sud de cette falaise qu'ont été faits les prélèvements de cette station.

Plus au sud, la Pointe de l'Aiguille étire vers l'île d'Aix ses falaises de calcaire cénomanien surmontant des marnes ; orientée sud-est/nord-ouest, elle réduit l'ouverture de la baie et la soustrait à l'influence directe de l'apport fluvial de la Charente.

1. La figure n° 4 correspondant aux figures 4, 5 et 6 du manuscrit de thèse, il n'y aura pas de figures 5 et 6 dans le présent mémoire.

Source : MNHN, Paris

Contrairement à la plage de Châtelaillon, on ne trouve du sable qu'au nord, au fond de l'anse des Boucholeurs, ainsi que le long d'une étroite bande littorale ourlant le cordon de galets. Tout le reste de la baie est occupé par une épaisse couche de vase, molle en surface, légèrement sableuse dans les 200 premiers mètres. Il est malheureusement impossible de descendre à pied jusqu'aux bas niveaux de l'estran ; les prélèvements de vase ont donc été limités au niveau supérieur, encore que la progression ait été facilitée par les enrochements de la Pointe d'Yves. Un peu plus au large, cette zone est d'ailleurs parsemée de nombreuses mares, de 1 m de diamètre en moyenne, dans lesquelles poussent quelques touffes de *Zostera nana* L.

Plusieurs ruisseaux se déversent dans la baie, déversoirs irréguliers des marais de l'arrière-pays : l'un est situé au nord du rocher d'Yves, l'autre au sud de la baie. Mais la dessalure qui en résulte, à marée basse, ne concerne qu'une petite zone autour de leur embouchure.

La baie d'Yves est bien abritée des vents dominants par les îles d'Aix et d'Oléron. D'autre part, les courants de marée n'ont qu'une action très limitée sur ce cul-de-sac : les courants de flot pénètrent dans le Pertuis d'Antioche et la majeure partie de la branche sud passe entre Aix et Oléron. Au jusant, les courants remontent vers le nord, une partie des eaux de la Charente pénétrant entre la Pointe de l'Aiguille et l'île d'Aix. La baie d'Yves est donc une zone de mode calme, presque lagunaire, et sa position en fait le plus large estran vaseux de toute la côte charentaise (l'isobathe — 5 m est à près de 7 km au large !).

Enfin, il faut noter la présence, au voisinage de l'isobathe + 1 m, de parcs à huîtres et de bouchots à moules qui contribuent encore à retenir les sédiments fins à l'intérieur de la baie.

Fouras-Nord

L'anse de Fouras constitue la partie sud de la baie d'Yves (figure 4). La station de « Fouras-Nord » est située, comme son nom l'indique, au nord de la ville de Fouras, juste à l'est de la plage de sable. A cet endroit, la côte est rocheuse, avec un éboulis au pied d'une petite falaise de calcaire lapiazique qui est elle-même superposée à la banche calcaire. L'estran vaseux commence au pied de cet éboulis, précédé seulement par des îlots de sable propre, grossier, entre les roches ou en place.

L'originalité de cette plage réside dans la proportion, très variable, de sable assez grossier mélangé à la vase ; on est ici à la limite de cohérence et de viscosité de la vase, c'est-à-dire à la frontière entre le sable vaseux et la vase sableuse (Bourcart et Francis-Bœuf, 1939). De par sa position au fond de la baie d'Yves, cette zone est parmi les mieux abritées de la côte charentaise.

Les prélèvements ont été effectués à une cinquantaine de mètres du rivage, ainsi que dans un îlot de sable au pied de la falaise. Près de cet endroit débouche un collecteur d'eau pluviales.

Les Nauteries

Bien abrité des vents dominants d'ouest et sud-ouest par l'île d'Oléron, l'estuaire de la Charente prolonge ses rives vers le large par deux bancs rocheux formant la Pointe de l'Aiguille et l'île d'Aix au nord, l'île Madame et le Porterat au sud (figure 4).

Cette situation privilégiée au fond du Pertuis d'Antioche, ajoutée aux nombreuses installations conchylicoles, font de cette région un vaste piège à sédiments, avec des estrans presqu'aussi étendus qu'à Yves et Fouras. Mais, ici, la Charente vient entailler la vasière et circule entre deux talus presqu'abrupts. Il est d'ailleurs difficile, sinon dangereux, de parvenir jusqu'au rebord de la slikke, si bien qu'un seul prélèvement a été fait à ce niveau, c'est-à-dire à la limite du changement de pente marquant le lit de la Charente.

Cette station est aussi abritée que celle de Fouras-Nord avec, de plus, un arrière-pays très marécageux. Une digue artificielle, faite de gros bloc exogènes, sépare les marais de la vasière. Entre les deux, dans les zones 1 et 2 (figure 4), le médiolittoral est représenté par une plage artificielle de sable qui recouvre, à faible profondeur, une marne noire imperméable. De grandes quantités de coquilles de Scrobiculaires alimentent également cette plage de sable grossier, qui n'existe pas dans la zone 3. Le banc de marne affleure au niveau de l'horizon des sources et l'on passe directement à la vase pure.

Dans la zone 2, en haut de l'estran, la frange de vase qui n'est couverte que par les marées de vive eau est en voie de poldérisation : les *Vaucheria* recouvrent les mottes du schorre, qui sont délimitées ici par des microfalaises très découpées atteignant 50 cm de hauteur par endroits. Le cycle de la poldérisation se poursuit déjà par l'installation de graminées.

Les prélèvements ont été effectués principalement en deux endroits de la plage (zones 1 et 2) afin de voir s'il existe une variation progressive de la faune harpacticoïdienne au fur et à mesure que l'on s'enfonce dans l'estuaire de la Charente. L'un des échantillons (n° 39) a même été pris à l'embouchure (zoue 3), au lieu dit « Fort de la Pointe », ou « Fort Vasoux », car la digue artificielle était en réfection à cette époque.

Source : MNHN, Paris

Les deux stations suivantes sont situées dans l'île de Ré. Elles avaient été choisies pour représenter les plages de sable propre. Nous verrons que, si cela s'est vérifié pour la plage de La Couarde, cette hypothèse est à nuancer pour celle de Rivedoux.

Rivedoux

Orientée au nord, la plage de Rivedoux est limitée à l'est par la Pointe de Sablanceaux, lieu d'arrivée des bacs qui font la liaison La Pallice-Ile de Ré. Elle forme une anse s'appuyant, à l'ouest, sur le promontoire formé par la pointe sud du premier îlot de calcaire séquanien qui prolonge en mer le plateau de l'Aunis (figure) 7. Sur l'île, les sables recouvrent presqu'entièrement ce plateau et forment un petit cordon dunaire peu élevé au-dessus de la plage proprement dite. Celle-ci est donc bien protégée des vents de sud et sud-ouest ; mais elle est exposée à des courants de marée assez violents. Les vents de nord-ouest peuvent, de plus, provoquer un fort clapot, surtout durant le flot. Ce dernier, venant du sud, entre dans le goulet de La Pallice et, allié à la houle du large, vient engraisser la Pointe de Sablanceaux, qui a progressé de 190 m vers le nord-est en 50 ans (Callame, 1961*a*). La branche sud du courant de flot du Pertuis Breton y fait également ressentir ses effets.

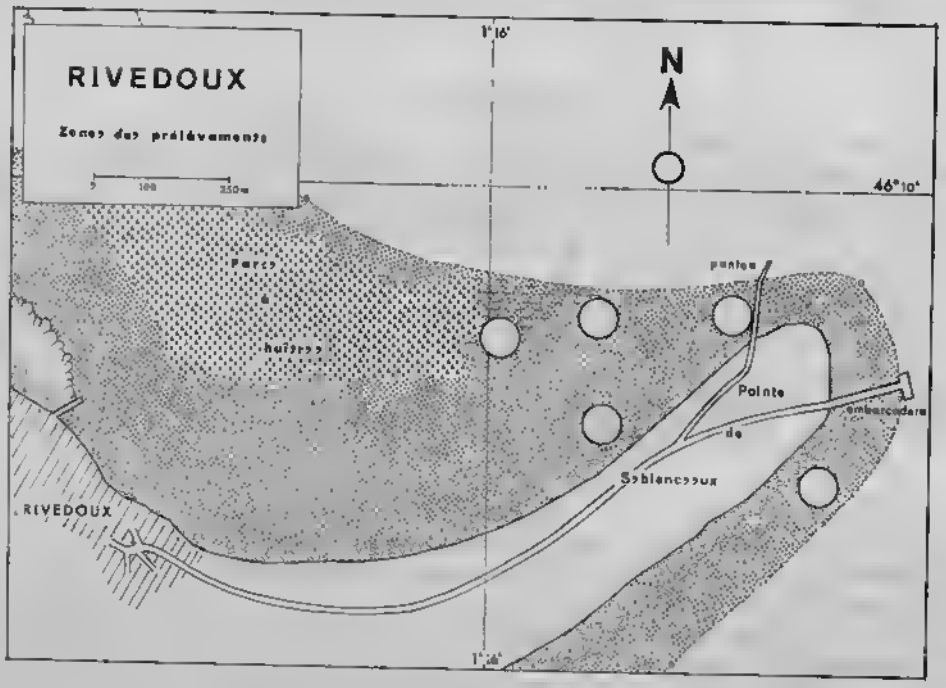


Figure 7.

L'estran, d'abord à forte pente à la Pointe de Sablanceaux, s'élargit sur près de 600 m à mesure que l'on avance vers l'ouest. De sable pur dans sa partie est, il devient de plus en plus vaseux quand on se rapproche de Rivedoux. On arrive ainsi à une zone moins soumise aux perturbations hydrodynamiques, où les parcs à huîtres ont pu s'installer, accentuant la sédimentation des particules fines.

D'après une coupe orientée nord-sud (figure 8), l'estran peut être divisé en trois parties principales :

— une basse plage qui s'étend sur environ 250 m, du niveau 0 m au niveau moyen des B.M.M.V.E. (1 m) ; la pente de cette partie est inférieure à 0,5 %.

— une zone moyenne qui s'étend également sur 250 m, du niveau des B.M.M.V.E. jusqu'au niveau des P.M.M.M.E. (4,50 m) ; la pente moyenne y est assez forte (1,4 %).

— enfin, la haute plage, large d'environ 30 m, haute de 1,50 m, dont la pente est forte (environ 5 %). La zone de résurgence est située au pied de cette haute plage.

Tous les prélèvements de cette station ont été faits dans la partie de l'estran située à l'est des parcs à huîtres.

Source : MNHN, Paris

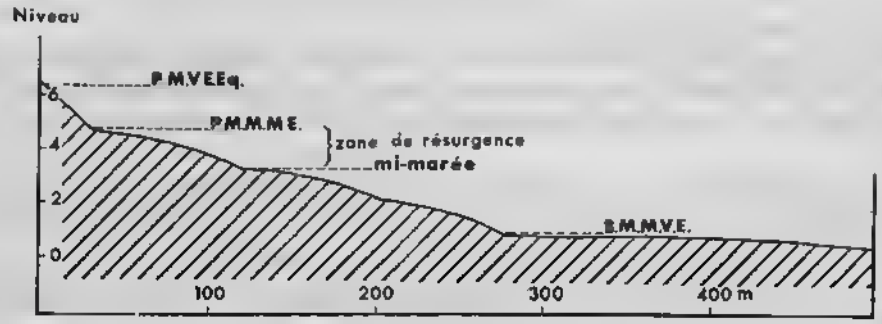


FIG. 8. — Coupe schématique de la plage de Rivedoux passant par l'extrémité est des parcs à huîtres (d'après CALLAME, 1961*a*).

La Couarde

Située sur la côte sud de l'île de Ré, la plage de La Couarde a été choisie pour mettre en lumière un aspect particulier des biotopes sableux de la région : celui d'une côte peu abritée, relativement accore et dégagée des influences continentales trop directes (figure 9).

Les couches rocheuses de la Pointe de La Couarde, dressées vers le nord, descendent régulièrement vers le sud en formant un estran en marches d'escalier dont les creux retiennent des bancs de sable. Au droit du

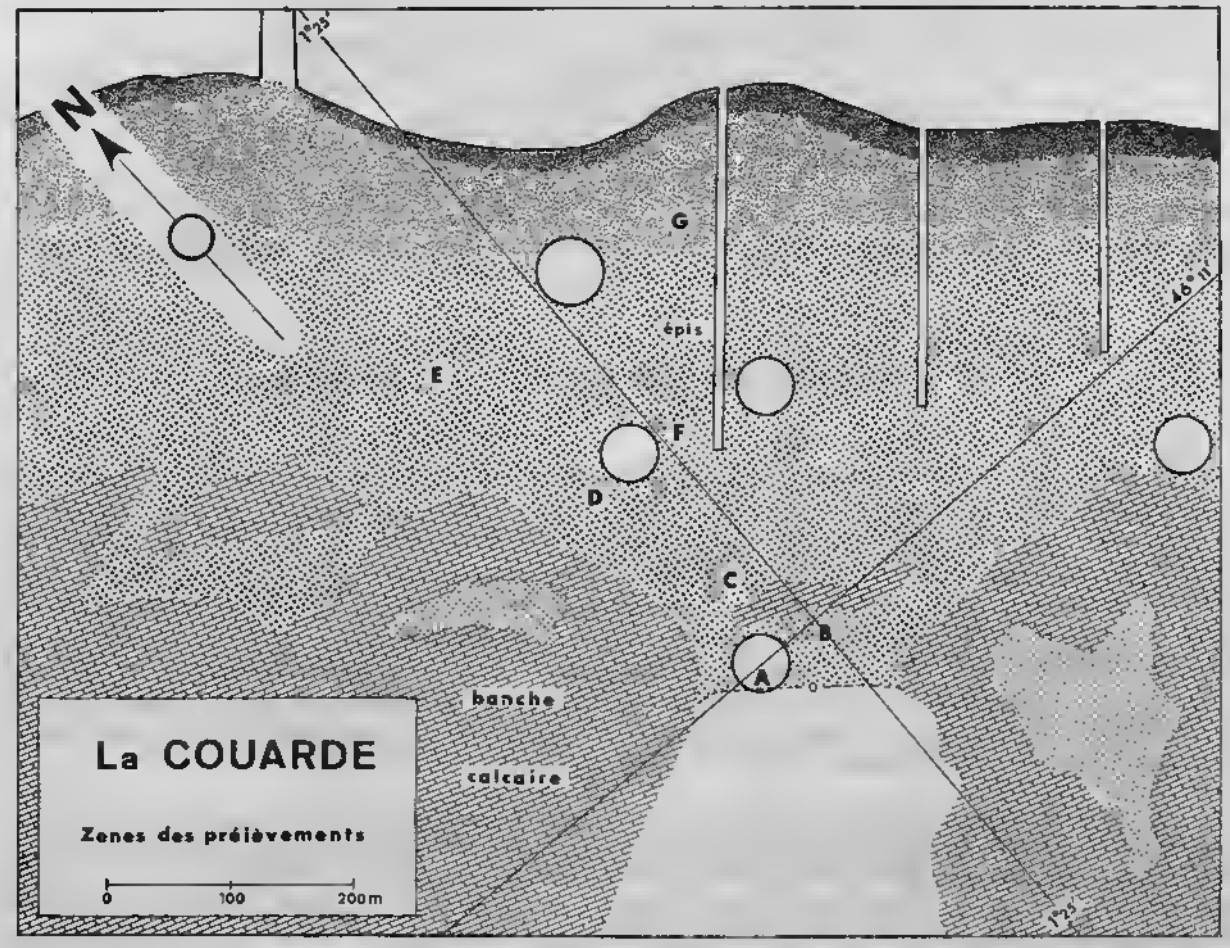


Figure 9.

Source : MNHN, Paris

village de La Couarde, l'estran sableux recouvre presqu'entièrement les banquettes rocheuses, que l'on voit apparaître de place en place, à marée basse.

La plage est ainsi exposée à la houle et aux vents dominants venant directement du large. Seule, la Pointe de Chanchardon la protège un peu des tempêtes d'ouest. Des grands épis ont été dressés sur la côte pour tenter de retenir le sable qui a tendance à être déporté vers le sud-est. Après chaque tempête, le profil de la plage est modifié.

Sur une coupe nord-est sud-ouest (figure 10) on distingue généralement deux parties principales :

— la basse plage, large d'environ 100 à 200 m suivant le lieu, située entre le niveau des B.M.G.V.E. et celui des B.M.P.V.E. ; la pente y est faible (0,5 à 1 %).

— une zone moyenne, comprise entre les B.M.P.V.E. et les P.M.M.E., dont la pente, assez forte (3 %), diminue à partir du niveau de mi-marée ; le sable y est très profond par endroits. La zone de résurgence se situe vers le milieu de cette zone, sous le niveau de mi-marée.

La dune côtière est presqu'abrupte.

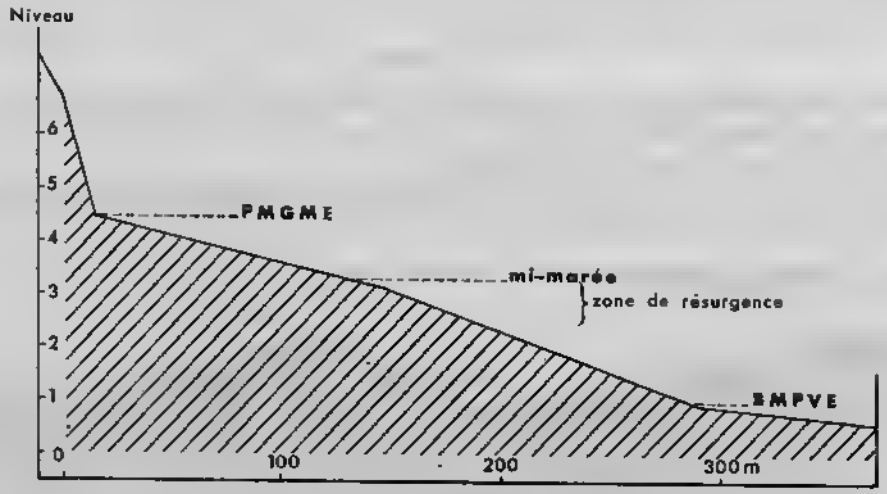


Fig. 10. — Coupe schématique de la plage de La Couarde à l'ouest du premier épis (d'après Callame, 1961*a*).

B. — PRINCIPAUX PARAMÈTRES ÉCOLOGIQUES

La description du cadre de ces recherches est certes importante, mais ne saurait suffire à expliquer la distribution et l'écologie des Harpacticoïdes sur le littoral charentais.

Encore plus que celle de la macrofaune peut-être, le distribution de la méiofaune dépend des facteurs de l'environnement. Depuis une quinzaine d'années, de nombreux auteurs s'attachent à déterminer les principaux paramètres écologiques de la méiofaune en général, et des Copépodes Harpacticoïdes en particulier. Certains d'entre eux se sont plus spécialement penchés sur les problèmes propres à la zone intertidale, et quelques uns ont pu faire la somme des connaissances acquises dans ce domaine à leur époque. Après Remane (1933, 1952), il faut citer le remarquable travail de Delamare Deboutteville (1960) sur les eaux souterraines littorales, de même que Swedmark (1964) et, plus près de nous, Jansson (1968*a*), McIntyre (1969) et Pollock (1971).

A travers tous ces travaux, on voit se dégager les principaux paramètres écologiques : granulométrie, humectation, température, salinité, hydrodynamisme, oxygène, pH, matières organiques, microflore, bactéries, etc... Tous ces paramètres sont en fait liés les uns aux autres et chacun d'eux a une influence plus ou moins grande suivant le lieu où l'on se trouve. Dans ce travail, qui n'a d'autre prétention, répétons-le, que d'être une étude préliminaire, je me suis efforcé de rassembler le plus possible de données susceptibles d'intervenir dans la distribution et l'abondance des Harpacticoïdes de la zone intertidale prospectée.

Source : MNHN, Paris

1) *La granulométrie*

Il faut tout de suite distinguer deux grandes entités dans les sédiments qui ont été prospectés : les vases et les sables. En fait, ces côtes sont suffisamment variées pour offrir tous les intermédiaires entre la vase pure et le sable pur, et j'ai tenté de mettre en évidence les peuplements d'une large partie de cette gamme, y compris les deux extrêmes.

Dans ce qui suit, nous distinguerons :

— les graviers : $\varnothing > 2$ mm
— les sables : $50\ \mu < \varnothing < 2$ mm { sables grossiers : $500\ \mu < \varnothing < 2$ mm ; sables moyens : $200\ \mu < \varnothing < 500\ \mu$; sables fins : $50\ \mu < \varnothing < 200\ \mu$
— les pélites ou vases * : $\varnothing < 50\ \mu$.

a) *Les sables.*

Nous avons vu que les sables propres ont été rencontrés dans l'île de Ré (La Couarde et Rivedoux), alors que les sables vaseux se trouvent à Aytré et à Châtelaillon. Mais, sur chacune de ces plages, existe généralement un gradient de granulométrie très net entre l'infra- et le médiolittoral : en gros, la bas de l'estran est occupé par un sédiment fin, tandis que l'on rencontre des sédiments plus grossiers et moins bien classés vers le haut.

En ce qui concerne **La Couarde** (figure 11), nous avons un sable fin (médiane de 90 à 140 μ), bien classé et unimodal en bas de la plage. Dans la zone moyenne, vers le niveau de mi-marée, le sable est un peu moins fin (médiane entre 145 et 160 μ). Près des épis, il peut même être plurimodal (point F, fig. 9). Enfin, au niveau de l'borizon des sources, le sable devient moyen (médiane de 250 μ).

A titre indicatif, j'ai porté sur le tableau 1 quelques valeurs granulométriques relevées pour différents endroits de la plage de La Couarde (figure 9) :

Tableau 1. — Granulométrie en quelques points de la plage de La Couarde.

Dates	Points	D10	Q1	Q2	Q3	D90	So	Sk	Modes
5/4/66	A	70	76	90	105	120	1,17	0,98	90
26/10/65	B	108	118	135	152	180	1,13	0,98	142
	C	96	112	117	122	140	1,04	0,97	112
	D	103	110	120	135	150	1,10	0,93	112
	E	110	122	145	163	240	1,15	0,94	142
29/3/66	F	97	117	160	450	900	1,95	2,14	142 / 450
	G	130	175	245	350	450	1,42	1,02	225

De son côté, Callame (1961*a*) avait relevé la teneur en « éléments fins » ($\varnothing < 50\ \mu$) à différents niveaux au-dessus du zéro des cartes :

Niveau (m)	0,80	1,80	3,20	4,00
F %	34	8	5	2

On peut constater que la teneur en pélites est effectivement de plus en plus faible lorsqu'on s'élève sur la plage ; la valeur de 34 %, au niveau 0,80 m, doit être considérée comme une exception.

* En accord avec Picard (1965), j'appellerai « vases » toute la fraction inférieure à 50 μ, ce terme caractérisant « un état et non la nature du sédiment » (Derysek, 1961).

Source : MNHN, Paris

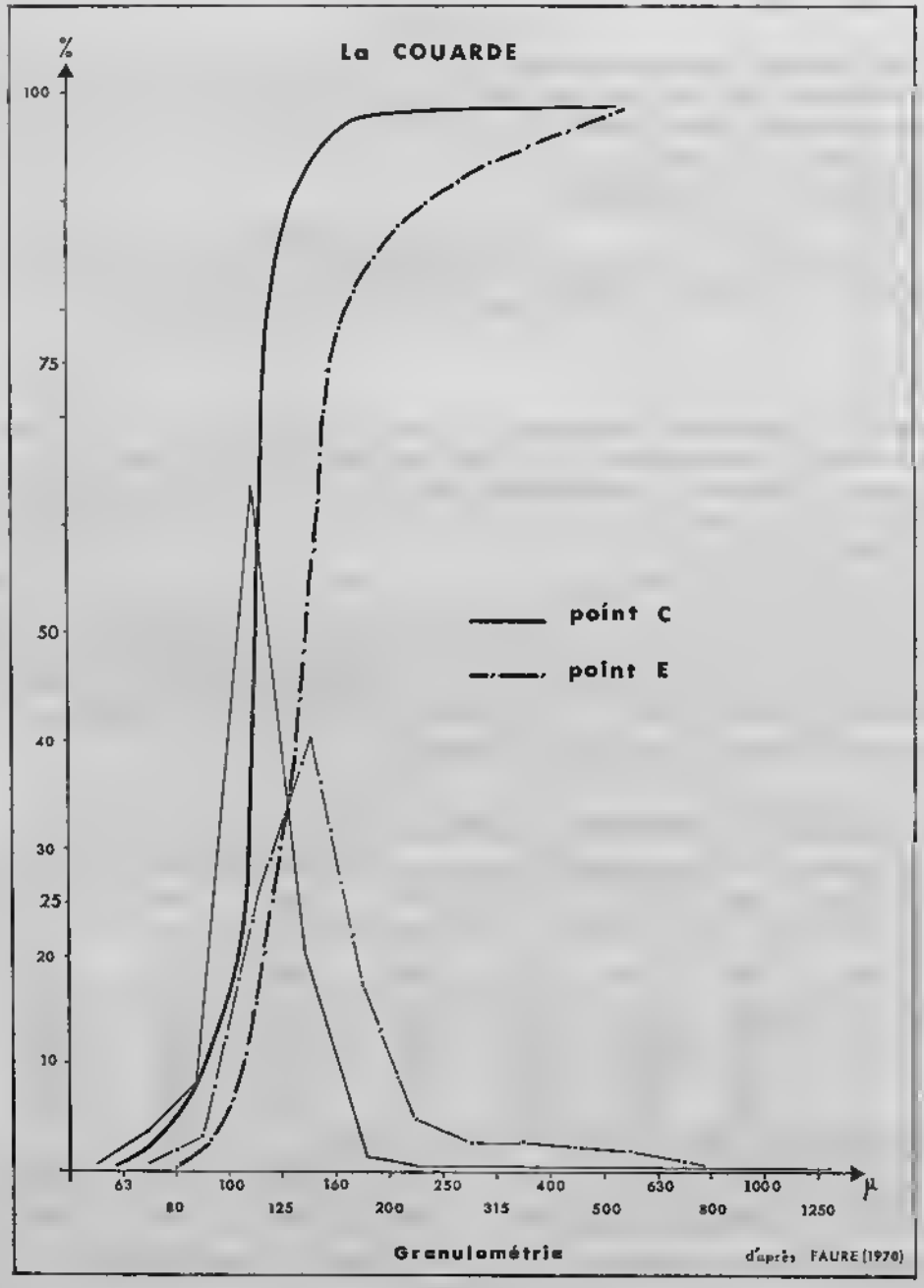


Figure 11.

Dans la zone moyenne et le bas de l'estran, l'épaisseur de sable est souvent limitée à 15 ou 20 cm par une couche de gros galets qui empêchent de creuser des « puisards » et de récolter la faune phréatique profonde.

L'étage supralittoral, qui n'a pas été prospecté, est caractérisé par des sables grossiers (médiane de 600 à 800 μ), généralement bien classés et unimodaux.

A **Rivedoux**, en plus du gradient vertical, la plage présente une progression horizontale : plus on va vers l'ouest, c'est-à-dire vers les parcs à huîtres, plus les sédiments sont fins. Leur distribution est, nous l'avons vu, soumise à l'action combinée de la houle et des courants.

Source : MNHN, Paris

Pour son étude sur la répartition de *Tellina tenuis* sur cette plage, Faure (1970) a relevé toute une série de granulométries en suivant les isobathes 0,50 m — 1 m — 1,50 m et 2,20 m, entre le ponton d'accostage et les parcs à huîtres (figure 12). Les résultats sont indiqués dans le tableau 2 (v. p. 00). Les sables situés près du ponton sont bimodaux.

Dans une étude préliminaire, Faure et moi avions jugé utile de traiter le sédiment à l'acide chlorhydrique dilué et à l'eau oxygénée, pour en éliminer la partie calcaire et le matériel organique.

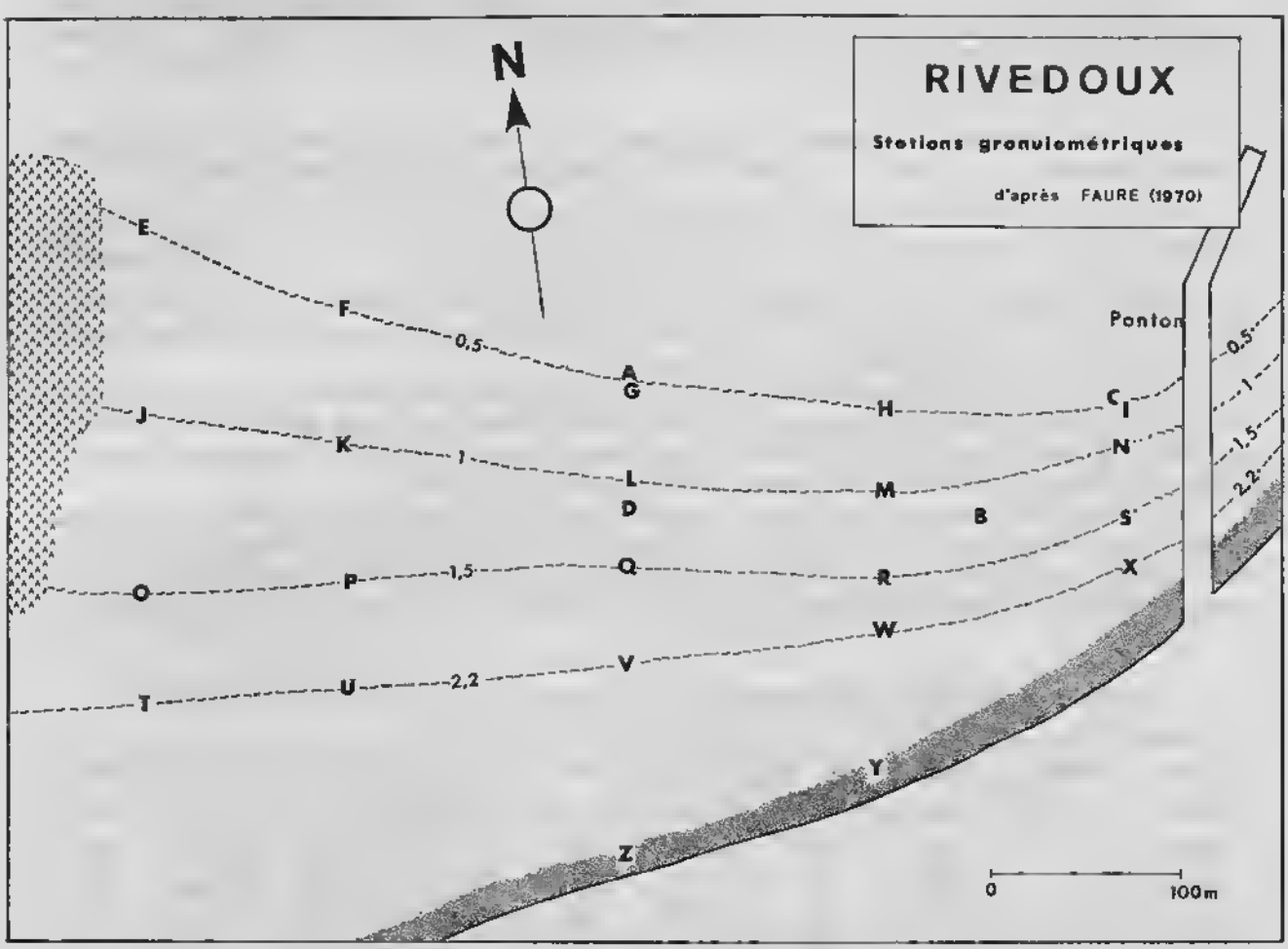


Figure 12.

Tableau 3. — Granulométrie en quelques points de la plage de Rivedoux (* sédiment traité HCl, H_2O_2).

Date	Points	D10	Q1	Q2	Q3	D90	So	Sk	Modes
24 septembre 1965	A	150	160	180	220	230	113	1,08	200
		* 140	155	175	210	220	1,12	1,15	200
	B	162	200	245	285	360	1,19	0,94	255
		* 150	190	240	275	357	1,21	0,90	255
	C	190	240	300	357	450	1,23	0,95	280
		* 180	230	280	325	420	1,19	0,95	280
	Y	230	295	390	485	585	1,28	0,94	450
		* 203	275	390	515	610	1,37	1,10	450

Source : MNHN, Paris

Les quelques résultats ci-dessus (tableau 3) pourront être comparés à ceux du tableau précédent (n° 2), excepté pour le point Y, situé au niveau de l'horizon des sources, dont les sédiments sont beaucoup plus grossiers (médiane 390 μ).

On pourra constater que les résultats, aux points superposables (voir fig. 7), sont assez semblables d'une année à l'autre sauf, peut-être, aux points C — I, dont les sédiments sont plus souvent remaniés.

Quelques teneurs en vase ont été mesurées : elles sont toujours faibles (maximum 3 %), mais montrent un double gradient, vertical et horizontal, c'est-à-dire que la teneur en éléments fins augmente à la fois quand on se dirige vers l'ouest et quand on descend vers le bas de la plage. Ceci est tout-à-fait conforme à l'aspect général de la granulométrie de cette station.

Les zones moyenne et supérieure de ces plages de La Couarde et de Rivedoux peuvent, dans certaines circonstances, présenter une structure dite « bulleuse » (Baudoin, 1949, 1951).

Si nous quittons l'île de Ré pour revenir sur le littoral du continent, nous trouvons également quelques plages sableuses, mais leur teneur en vase est beaucoup plus importante que précédemment.

A **Aytré** (figure 2), le bas de l'estran est occupé par un sédiment fin dont la médiane est comprise entre 70 et 150 μ. La teneur en pélites y est variable, mais toujours assez importante. Quelques valeurs relevées en 1965 ont été groupées dans le tableau n° 4.

Le niveau s'élève ensuite progressivement jusqu'à l'borizon des sources, avec une petite rupture de pente vers le niveau de mi-marée. La pente générale de cette zone de sable gris est d'ailleurs très faible ; elle se redresse considérablement après le banc de vase du haut de la plage, au niveau de l'horizon des sources, c'est-à-dire au passage dans l'étage médiolittoral.

Cet étage est représenté par un sable moyen à grossier (médiane d'environ 800 μ), mal classé et plurimodal, mélangé à des galets dans la partie nord de la plage. La fraction grossière est constituée essentiellement par des débris coquilliers ; c'est pourquoi la courbe granulométrique (figure 13) a été également calculée à partir d'échantillons traités à l'acide chlorbydrique dilué et à l'eau oxygénée.

Tableau 4. — Granulométrie en quelques points de la plage d'Aytré (* sédiment traité HCl, H_2O_2).

Dates	Points	D10	Q1	Q2	Q3	D90	So	Sk	F %
30/7/65	A	115	130	140	153	170	1,09	1,01	25
30/7/65	C	58	67	72	170	250	1,57	2,20	17,8
		* 53	65	72	160	212	1,56	1,80	
22/10/65	D	115	140	155	185	240	1,55	1,09	32
3/8/65	F	142	170	810	1 600	1 870	3,03	0,41	?
		* 135	150	180	238	1 100	1,26	1,10	

La teneur en pélites de cette plage est très variable selon les zones et l'intensité de l'hydrodynamisme. Elle varie de 3 à 31 % dans le bas de l'estran, où Callame (1961*a*) parle de « vase très sableuse ». Dans la zone moyenne, au niveau de mi-marée, la teneur en vase est relativement faible (2 à 15 %). On trouve une fraction fine importante au pied de l'étage médiolittoral, c'est-à-dire au niveau de la « lagune » vaseuse et sous l'horizon des sources (14 à 26 %).

A **Châtelaillon** (figure 3), nous trouvons une vase presque pure côtoyant un sable encore plus fin (médiane de 60 à 95 μ) et plus riche en vase qu'à Aytré. L'estran est large, de pente faible. Le tableau 5 ci-dessous donne quelques valeurs granulométriques pour différents points de la plage. Il n'a pas été nécessaire, ici, de traiter le sédiment à l'acide chlorbydrique et à l'eau oxygénée.

Source : MNHN, Paris

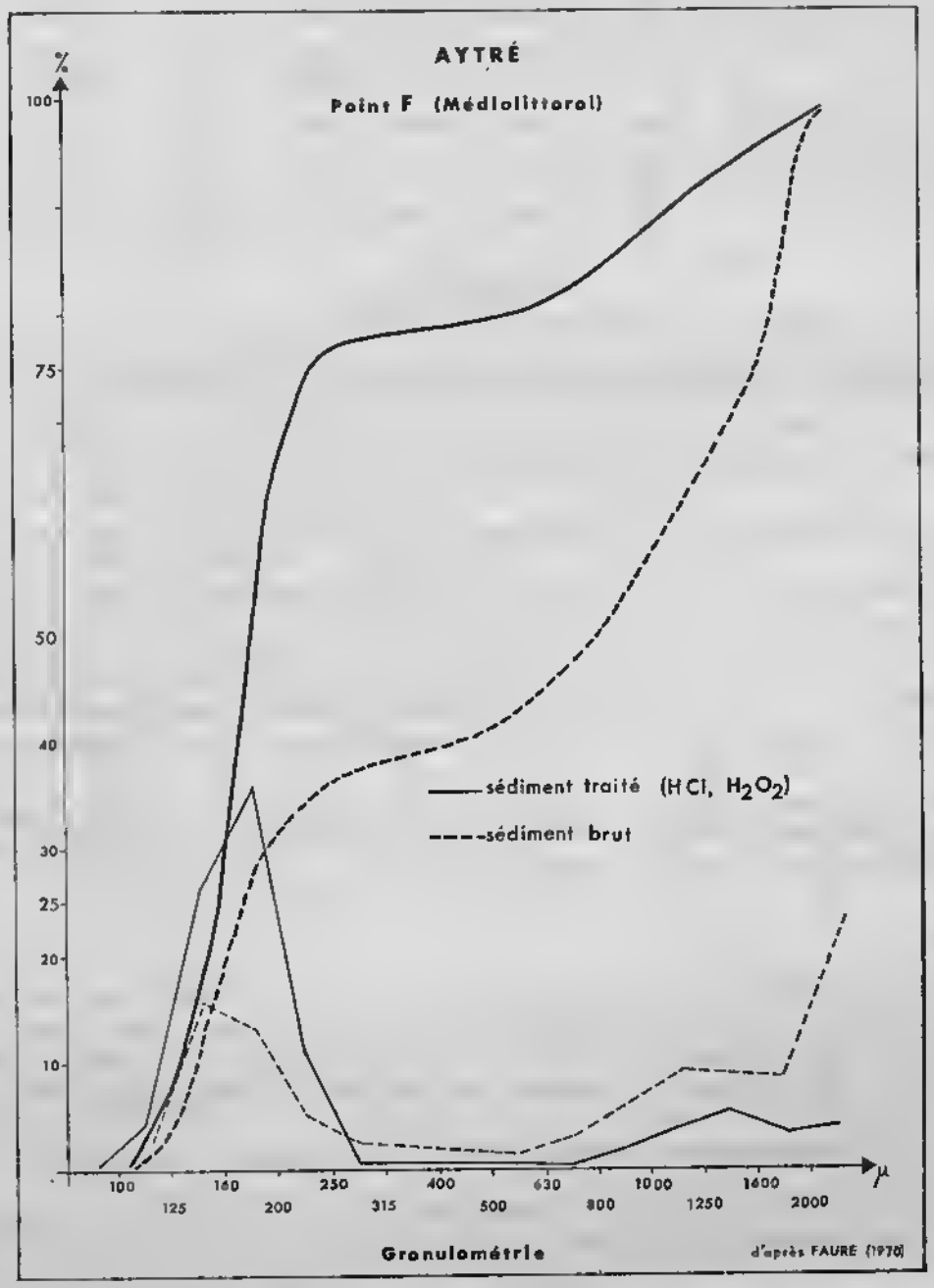


Figure 13.

Source : MNHN, Paris

Tableau 5. — Granulométrie en quelques points de la plage de Châtelaillon.

Dates	Points	D10	Q1	Q2	Q3	D90	So	Sk	Modes
20/7/66	A	52	69	75	90	110	1,14	1,10	70
	B	72	85	100	112	118	1,14	0,95	112
	C	60	70	80	105	120	1,22	1,14	70 112
10/11/65	D	72	85	118	120	135	1,14	0,90	112
19/7/66	E	56	63	75	90	135	1,19	1,01	70
10/11/65	F	72	95	122	135	145	1,19	0,86	72 112

La fraction inférieure à 50 microns a été mesurée pour tous ces points :

Points	A	B	C	D	E	F
F %	15	10	27	84	89	3

Elle passe donc de 3 à 10 % au milieu de l'estran et dans les enrochements, à près de 90 % dans la vasière nord.

Le sable devient plus grossier au niveau de l'étage médiolittoral, mais ce dernier est en grande partie éliminé par la digue de protection qui borde la plage.

Sur le littoral du continent, nous avons donc, en gros, des sédiments de plus en plus fins, dans l'étage infralittoral, au fur et à mesure que l'on descend vers le sud. Alors qu'à Aytré nous avions un sable vaseux, à Châtelaillon nous trouvons déjà une station de vase sableuse à côté d'un estran de sable très fin.

A propos des sables, rappelons que, comme Delamare Deboutteville (1960), Pollock (1971) considère la limite de 200 microns comme « a critical grain size », taille qui, d'après Fize (1964), laisse des vides de 80 à 150 microns, pour des grains supposés sphériques.

b) *Les vases.*

A la station d'**Yves**, nous arrivons dans l'immense vasière qui borde le fond du Pertuis d'Antioche. Le sable est réduit à une étroite bande (1 à 2 m) littorale, coincée entre la vase et un cordon de galets, au niveau de l'horizon des sources (environ 4,50 m). Ce sable médiolittoral est assez grossier, d'aspect plutôt propre. Nous verrons cependant que sa situation confère à son peuplement d'Harpacticoïdes une forte affinité avec celui des sables vaseux. De même, la proportion de sable fin dans la partie supérieure de la vasière est parfois suffisamment importante pour apparenter celle-ci au sable vaseux d'Aytré.

Un peu plus au sud, à la station de **Fouras-Nord**, nous avons vu qu'il existait, comme à Yves, un cordon littoral très étroit de sable propre au niveau du changement de pente où se situe approximativement l'horizon des sources. Ce sable, de granulométrie grossière, provient de la désagrégation des calcaires lapiaziques qui forment le substratum supralittoral. Par le jeu des marées et de l'hydrodynamisme, il parvient à se mélanger à la vase qui lui fait immédiatement suite vers le bas et qui, de ce fait, peut, elle aussi, s'apparenter aux sables vaseux. C'est en tout cas plus souvent une vase sableuse qu'une vase pure.

Les proportions sable/pélites sont d'ailleurs très variables, du moins pour les plages possédant un mode assez agité et comportant des aires sableuses à proximité des vasières. Ainsi, les vases d'Aytré, de Châtelaillon, de Fouras-Nord, verront leur teneur en sable augmenter provisoirement après chaque

Source : MNHN, Paris

coup de vent violent. La partie centrale du banc de « vase » d'Aytré peut même disparaître durant quelques jours à la suite d'une tempête.

En fait, sur les côtes charentaises, tous les intermédiaires entre les sables purs et les vases pures peuvent se rencontrer d'une plage à l'autre et, souvent même, sur une seule plage. C'est pourquoi il est si difficile de choisir des stations-types suffisamment représentatives d'un vaste biotope homogène. Comme, de plus, mes recherches concernent les Copépodes Harpacticoïdes, on peut imaginer l'extrême diversité des « niches écologiques » que peuvent recéler de tels sédiments.

La granulométrie en elle-même n'est cependant qu'une indication. Il faut lui adjoindre ses corollaires : porosité, perméabilité, pénétrabilité, etc..., facteurs qui influeront eux-mêmes sur la teneur en eau du sédiment. La perméabilité résume, dans une certaine mesure, tous ces facteurs et sera envisagée du point de vue de ses conséquences sur les peuplements.

2) *La perméabilité.*

Je me contenterai d'indiquer ici les résultats donnés par Callame (1961*a*). En règle générale, plus les sables sont grossiers et non-tassés, plus leur porosité et leur perméabilité seront grandes. C'est le cas des sables de haut niveau de nos plages, qui présentent des perméabilités allant jusqu'à 2,34 md/mn à Rivedoux. Par contre, dès que la fraction fine augmente, la porosité et la perméabilité diminuent rapidement pour, finalement, s'annuler dans les sables trop vaseux. D'autre part, la perméabilité de la plage moyenne sera plus faible, en général, car nous avons affaire ici à des sédiments bien classés (Callame, 1963).

Le tableau 6 indique quelques valeurs de la perméabilité (K, en millidarcy par minute) pour quelques unes des plages prospectées, selon le niveau (en mètres) au-dessus du zéro des cartes.

Tableau 6. — Perméabilité de quelques plages prospectées (d'après Callame, 1961*a*).

Aytre		Châtelaillon		Rivedoux	
Niveau	K	Niveau	K	Niveau	K
0,50	0,0	0,20	0,23	0,00	0,06
0,90	0,65	0,60	0,27	0,40	1,10
1,40	0,57	0,90	0,44	0,80	1,35
1,90	0,50	1,20	0,08	1,50	1,21
3,20	0,75	1,80	0,05	3,20	1,71
4,00	1,2			3,60	1,63
4,50	0,7			5,50	2,34

On voit que, sur une plage de sable propre (Rivedoux), la perméabilité augmente assez régulièrement avec l'altitude, alors que, sur les plages de sable fin vaseux, la progression est beaucoup moins régulière et peut même s'inverser : c'est le cas au niveau du banc de « vase » (4,50 m) du haut de l'estran à Aytré.

Callame (1961*a*) définit les sables vaseux comme étant « des sables dont les grains sont recouverts de vase ou de boue ». Il en déduit que les sables vaseux ont les propriétés d'ensemble des sables et non des vases, puisque celles-ci ne remplissent pas complètement les interstices entre les grains. Ils conservent donc une certaine perméabilité. Nous verrons que ceci se vérifie assez bien dans la constitution des peuplements de Copépodes Harpacticoïdes.

La perméabilité devient nulle, c'est-à-dire que le colmatage des interstices est complet, dans le cas des vases (sableuses ou non). A la structure discontinue des sables s'oppose en effet la structure continue des vases. Elles sont « rigides, cohérentes, thixotropiques et plastiques ». Elles seront donc pratiquement dépourvues de la faunule typiquement interstitielle.

Ce cas est celui des vases légèrement sableuses d'Yves et Fouras-Nord et de la vase des Nauteries et de l'Aiguillon. Mais, à ces stations, et bien que les prélèvements aient été faits dans le haut de la

Source : MNHN, Paris

slikke, la vase superficielle est très fluide, gorgée d'eau et très thixotrope. Cela permet aux Harpacticoïdes fouisseurs d'y pénétrer assez profondément (quelques millimètres à quelques centimètres).

3) *La teneur en eau.*

Elle peut être exprimée par le rapport (en pourcentage) du poids de l'eau contenue dans le sédiment au poids sec des solides de ce sédiment (Callame, 1963).

Là encore, il convient de distinguer deux entités très différentes : les sables d'une part, et les vases d'autre part.

Pour les **sables**, la teneur en eau dépendra de nombreux facteurs : niveau, granulométrie, pente, teneur en éléments fins, évaporation, précipitations, nature du sous-sol et de l'arrière-pays, hydrodynamisme, amplitude du marnage.

Par exemple, l'arrière-pays des plages de l'île de Ré étant pauvre en eaux douces (au contraire du continent), l'apport d'eau souterraine continentale sera très réduite à La Couarde et à Rivedoux.

Comme beaucoup d'auteurs, Jansson (1967*a*) a montré que la taille des grains et la teneur en eau du sédiment étaient étroitement liées. Or, Tietjen (1969) insiste sur l'importance de la distribution de l'eau interstitielle pour la méiofaune. D'après Pennak (1951), la méiofaune est limitée aux sédiments qui contiennent plus de 10 % de leur capacité de saturation d'eau.

Il est, d'autre part, évident que la circulation de l'eau dans les sables sera fonction de la pente, c'est-à-dire du profil de la plage. Les sables de haut niveau, en général grossiers, seront bien drainés car la pente y est forte. C'est le cas à Rivedoux, La Couarde, Aytré, où la zone située immédiatement au-dessus de l'horizon de résurgence, qui correspond en gros à l'étage médiolittoral, constitue la « zone de rétention » de Salvat (1964, 1967) : elle est atteinte par les P.M., mais elle perd son eau aux B.M. C'est dans cette zone que nous trouverons une partie de la faune harpacticoïdienne typiquement interstitielle, très pauvre. L'horizon des sources peut d'ailleurs s'abaisser durant la période d'émersion, comme c'est le cas à Rivedoux et à La Couarde. Il convient mieux de parler alors d' « horizon de résurgence », ou de « zone de résurgence ». Mais, dans toutes les autres stations, sur le continent, le sous-sol est constitué soit par la « banche » calcaire, soit par une couche de bri flandrien, toutes deux imperméables et situées très près de la surface. L'horizon des sources y sera donc à peu près constant durant toute la marée. Un tel « sol fossile » peut d'ailleurs être un obstacle à l'installation de la faune souterraine car, comme l'a montré Delamare Debouteville (1955), c'est un écran entre les eaux continentales et les eaux interstitielles marines.

La partie moyenne et le bas de la plage, qui ont une faible pente, seront soit saturés d'eau comme à Aytré et à Châtelaillon, soit très imbibés comme à La Couarde et à Rivedoux, où quelques mares subsistent durant toute la marée. A Aytré, il y a toujours, au moins dans le creux des ripple-marks une pellicule d'eau recouvrant le sable vaseux des bas niveaux. C'est en fait la « zone de saturation » de Salvat.

Le tableau 7 indique quelques teneurs en eau relevées sur différentes plages selon le niveau (en mètres).

Tableau 7. — Teneur en eau de quelques plages prospectées (d'après Callame, 1961*a*).

Aytré		Châtelaillon		La Couarde		Rivedoux	
Niveau	Eau %	Niveau	Eau %	Niveau	Eau %	Niveau	Eau %
0,50	56	0,20	44	0,80	25	0,00	48
0,90	56	0,60	43	1,80	22	0,40	25
1,20	42	0,90	32	3,20	20	0,80	33
1,90	48	1,20	54			1,10	36
3,20	43	1,80	53			1,50	27
3,60	36	2,50	50			3,20	22
4,00	36	3,10	48			4,00	26
4,50	40					5,50	5

Source : MNHN, Paris

Ces chiffres montrent bien que les sédiments fins du bas des estrans, à faible pente, sont beaucoup plus riches en eau que la haute plage, à pente plus forte et à granulométrie plus grossière. Pour plusieurs des plages étudiées, on observe un changement assez net de la teneur en eau vers le niveau de mi-marée (environ 3,20 m).

Si les vases sont à peu près imperméables à la circulation de l'eau, cela ne veut pas dire qu'elles n'en contiennent pas, bien au contraire. La teneur en eau de la slikke dépasse souvent 100 % du poids sec du sédiment. Pour des vases de la région prospectée, Francis-Bœuf (1947*b*) note des valeurs de 100 à 200 % et même, dans le cas de suspensions vraies, 590 % !

Cette eau est renouvelée surtout en fonction de l'intensité de l'hydrodynamisme : une certaine épaisseur de vase est remise en suspension à chaque immersion. Cette épaisseur varie selon l'état de la mer et peut aller jusqu'à une dizaine de centimètres par mauvais temps. En période hivernale, on se trouve presque toujours au-dessus de la « limite de liquidité » (Callame, 1961*a*). C'est pourquoi la couche superficielle de la vase a cette consistance fluide déjà évoquée précédemment.

Dans le cas des vases et des vases sableuses (L'Aiguillon, Yves, Fouras-Nord, Les Nauteries, Châtelaillon), on aura donc toujours affaire à des sédiments saturés d'eau. Seule, une évaporation de longue durée, activée par un vent violent, pourra diminuer cette teneur en eau, mais uniquement dans la pélicule superficielle.

Enfin, il est bien évident que l'assèchement des sédiments, surtout des niveaux supérieurs, dépendra en grande partie de l'amplitude de la marée. Pour La Rochelle, le tableau 9 indique les marnages relevés par Callame (1961*a*).

A ces marnages correspondent des durées d'émersion variables suivant le coefficient d'amplitude. Les résultats indiqués dans le tableau 8 ont été obtenus d'après les courbes du marégraphe de La Pallice.

4) *La salinité.*

En règle générale, la salinité de l'eau interstitielle d'un sédiment est très voisine de celle des eaux sus-jacentes. Le tableau 10 indique quelques valeurs pour deux des stations prospectées.

Tableau 10. — Salinité de l'eau interstitielle à Aytré et Rivedoux (d'après Callame, 1961*a*).

Stations	Salinités eau de mer	Salinités eau d'imbibition (à B.M.)
Aytré (13/5/55)	33,5	34,1
Aytré (17/8/54)	32,7	32,9
Rivedoux (10/7/57)	29,3	30,6
Rivedoux (16/7/57)	30,3	32,1

Comme on peut le remarquer, la salinité de l'eau d'imbibition est souvent un peu plus élevée que celle de l'eau de mer recouvrante, surtout en hiver. Ceci a d'ailleurs été noté par plusieurs auteurs (Smith, 1956 ; Feuillet, 1971). Cependant, à Cuxhaven, Kühl et Mann (1966) avaient observé le contraire. En fait, la salinité peut varier, de façon non-négligeable pour la méiofaune, dans le temps et dans l'espace. En 1967, Callame (1968) notait de sensibles variations saisonnières de la salinité dans le port de La Pallice (La Rochelle), pouvant osciller entre 29,3 ‰ en janvier et 34,3 ‰ en septembre.

Les plages de l'île de Ré, peu intéressées par les apports d'eau douce continentale, sont en général moins dessalée :

Aytré (continent), moyenne nov.-déc. 1965 : 30,20 ‰.
Le Martrais (Ré), moyenne nov.-déc. 1965 : 33,50 ‰.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 8. — Durées d'émersion à La Pallice (d'après CALLAME, 1961*a*).

Niveaux en mètres	Durées d'émersion par vive eau (100) le 2/11/1956	Durées d'émersion par morte eau (45) le 13/6/1956
P.M.	10 h 35	P.M. : 4,60 m B. M. : 1,55m
5,80	10 h 35	
5,00	8 h	26 h
4,00	6 h	8 h 50
3,00	4 h 38	5 h 05
2,00	3 h 15	2 h 38
1,00	1 h 42	
0,35 (B. M)	0 h 50	

TABLEAU 9. — Marnages à La Rochelle (d'après CALLAME, 1961*a*).

Marée	Niveau (m)	Coefficients	% annuel
P.M.V.E.Eq.	6	110	1 à 3
P.M.G.V.E.	5,8 à 6	100 à 110	3 à 9
P.M.M.V.E.	5,5 à 5,8	90 à 100	9 à 25
P.M.P.V.E.	5,1 à 5,5	70 à 90	25 à 50
N.M.P.M.	5,10	70	50
P.M.P.M.E.	4,7 à 5,1	50 à 70	50 à 78
P.M.M.M.E.	4,5 à 4,7	45 à 50	78 à 92
P.M.G.M.E.	4,1 à 4,5	36 à 45	92 à 98
mi-marée	2,2 à 4,1		
B.M.G.M.E.	2,2 à 1,9	36 à 45	92 à 100
B.M.M.M.E.	1,9 à 1,5	45 à 50	78 à 92
B.M.P.M.E.	1,5 à 1,1	50 à 70	50 à 78
N.M.B.M.	1,10	70	50
B.M.P.V.E.	1,1 à 0,7	70 à 90	25 à 50
B.M.M.V.E.	0,7 à 0,4	90 à 100	9 à 25
B.M.G.V.E.	0,4 à 0,1	100 à 110	3 à 9
B.M.V.E.Eq.	0,10	110	1 à 3

Abréviations :

P.M. = pleine mer
G.V.E. = grande vive eau
P.V.E. = petite vive eau
G.M.E. = grande morte eau
P.M.E. = petite morte eau
N.M. = niveau moyen
V.E.Eq. = vive eau d'équinoxe
B.M. = basse mer
M.V.E. = moyenne vive eau
M.M.E. = moyenne morte eau

Source : MNHN, Paris

La salinité de l'eau interstitielle peut également varier considérablement durant le cours d'une marée (McIntyre, 1969) : un vent violent ou une température élevée peuvent provoquer une forte évaporation (Barnett, 1968) et faire augmenter la salinité durant la période d'émersion, alors que de fortes pluies pourront l'abaisser. Ceci est particulièrement sensible dans les hauts niveaux, où la durée d'émersion est la plus longue, et dans la pellicule superficielle du sédiment, qu'une forte pluie peut diluer sur quelques millimètres. Harris (1972*a*) note une chute de 4 ‰ après de fortes pluies, dans le sable de Whitsand Bay. En ce qui nous concerne, quelques mesures ont été faite le 24/9/1965, par fortes précipitations, en différents points de la plage de Rivedoux :

Points *	Y	A	B	C
Salinités	29,90	29,60	32,04	28,78

* Voir figure 12.

En temps normal, les salinités de cette plage sont nettement supérieures :

Dates	30/03/1966				4/04/1966			18/7/66	3/8/66	
Points *	Z	T	Q	S	F	D	K	O	T	X
S ‰	30,5	33,4	32,8	33,7	34,7	32,8	34,1	34,8	34,3	33,1

* Voir figure 12.

A La Couarde, on a les valeurs suivantes :

Dates	26/10/1965				29/3/66	5/4/66
Points *	B	C	D	E	F	A
S ‰	33,8	33,2	33,7	33,5	32,9	33,1

* Voir figure 9.

Pour la plage d'Aytré, trois mesures ont été faites le 22 octobre 1965 :

Points *	B	D	E
S ‰	32,2	28,1	0,6

* Voir figure 2.

Il faut noter la salinité extrêmement faible au point E, situé juste à la sortie d'un des collecteurs d'eau douce drainant les eaux pluviales des marais de l'arrière-pays. L'eau peut y être considérée comme douce, à basse mer, dans un rayon de quelques mètres.

A Châtelaillon, nous avons les valeurs suivantes :

Dates	10/11/65		19/7/66	20/07/1966		
Points *	D	F	E	A	B	C
S ‰	32,0	32,2	33,2	32,8	32,8	33,1

* Voir figure 3.

Source : MNHN, Paris

A l'Aiguillon, les salinités de l'eau sus-jacente sont beaucoup plus faibles ; elle varient d'ailleurs selon l'heure à laquelle les mesures sont faites : 25 ‰ à la P.M., 11 ‰ à B.M. (mesures faites à l'emplacement des prises nº 42 et 43, le 19 mars 1969). Ceci laisse prévoir, pour l'eau d'imbibitiou, des salinités de l'ordre de 22 à 25 ‰ puisque, selon Smith (1956), la salinité de l'eau d'imbibition est très voisine de la plus forte salinité de l'eau sus-jacente.

Dans les estuaires même, l'amplitude des variations de la salinité au cours des marées dépend, bien sûr, de la position des prises le long du cours d'eau. Francis-Bœuf (1949) a ainsi mis en évidence la zone où les variations de la teneur en chlorures des eaux recouvrantes sont sensibles dans le cours inférieur de la Charente (figure 6) : l'amplitude de ces variations augmente progressivement, depuis l'île d'Aix, jusqu'à un maximum d'environ 10 ‰ (chlorinité !) entre le Vergeroux et Soubise. Puis, cette amplitude décroit lentement pour finalement s'annuler un peu en amont de l'Hopiteau (à 58 km de l'embouchure). La station des Nauteries est donc bien la plus dessalée et celle où la salinité est la plus fluctuante des stations prospectées régulièrement. Les quelques valeurs ci-dessous montrent l'influence de l'arrière-pays et de la position des prélèvements sur la salinité des vases des Nauteries :

Dates	28/9/68		19/11/68	
Points *	A	B	C	D
S ‰	22,4	31,8	26,5	29,8

* Voir figure 6.

La salinité relevée sur le rebord même du chenal de la Charente (point B) est plus élevée que celle de la vase du haut de la slikke (point A). Ceci peut provenir d'un apport d'eau douce des marais de l'arrière-pays percolant à travers la digue artificielle et s'écoulant sur la couche de bri flandrien sous-jacente. D'autre part, le point C étant situé nettement en amont du point D, il est normal que la salinité y soit moindre.

En comparaison, le 19 novembre 1968, j'avais relevé des salinités de 31,4 ‰ à Yves et 32,1 ‰ à Fouras-Nord.

En conclusion, l'eau interstitielle des plages de l'île de Ré est, en moyenne, plus salée que celle des plages du continent : on s'y trouve dans un domaine franchement marin (32 à 35 ‰). Sur le littoral continental, on entre déjà dans le domaine saumâtre : une certaine dessalure est la règle générale, dessalure qui s'accentue et s'accompagne de variations de plus en plus grande amplitude lorsqu'on se rapproche des estuaires (Sèvre Niortaise et Charente). En certains points du littoral (sorties de collecteurs), ou à la suite de fortes précipitations, la salinité peut s'abaisser plus ou moins brutalement. Par contre, une température élevée et un vent violent peuvent l'augmenter de façon non négligeable durant la période d'émersion du substratum.

Bien que superficielles (Jansson, 1967*b*), ces variations de salinité sont assez importantes (Bush, 1966 ; Johnson, 1967) pour expliquer, en partie du moins, la répartition des peuplements de Copépodes Harpacticoïdes, comme nous le verrons plus loin. La zone intertidale continentale se situe en fait à la limite entre le milieu marin et le milieu saumâtre (30 ‰ selon Muus, 1967).

Comme Smith (1956), on peut dire que chaque plage comprend, en gros, trois zones :

— la basse plage : peu affectée par les arrivées d'eau douce, assez stable du point de vue salinité ;
— la zone moyenne : avec des salinités intermédiaires variant en fonction du niveau intertidal et sensibles aux apports d'eau douce ;
— la zone supérieure : caractérisée par une absence de grandes étendues planes, à salinité inférieure en toutes saisons.

5) *La température.*

La température joue un rôle important dans la distribution et, surtout, la reproduction des populations de Copépodes Harpacticoïdes. C'est sans doute aussi l'un des facteurs écologiques les mieux

Source : MNHN, Paris

étudiés (Swenmark, 1964 ; Raibaut, 1967 ; McIntyre, 1969 ; Pollock et Hummon, 1971 ; Harris, 1972*b* ; etc...).

Dans nos régions, c'est également l'un des facteurs les plus variables, surtout dans la zone intertidale, où il exige, de la part des organismes, une grande eurythermie.

Sauf exception, j'ai pris soin de relever la température du milieu interstitiel de chaque prélèvement (voir tableau 14). On peut constater des variations saisonnières assez importantes (jusqu'à 15 à 18°C d'écart entre l'biver et l'été, pour la période considérée). La période de réchauffement de l'eau de mer est comprise entre mars et août ; le refroidissement, amorcé dès septembre, se poursuit jusqu'en février.

Les variations peuvent également être fonction de la marée, surtout en été et en hiver (McIntyre, 1969).

En été : l'eau de mer est plus froide que le sédiment, surchauffé durant son émersion. Au moment du flot, les organismes subiront donc un choc thermique d'autant plus important que l'estran sera plus large et que la zone considérée sera plus haute. Au moment du jusant, le choc inverse se produira, mais il sera moins brutal.

En hiver : c'est le contraire, l'eau de mer est plus chaude que le sédiment, soumis aux basses températures de l'air. Le choc thermique se produira donc au moment du passage du front d'eau de mer, au flot et au jusant.

Il ne faut cependant pas s'exagérer l'amplitude de ces variations. On sait en effet que le sable et la vase ont une très mauvaise conductibilité thermique.

A Aytré, le 26 septembre 1968 (échantillon n° 57), à 12 h 30, juste avant la B.M. (coefficient 89), près du bas de l'eau, nous avions les températures suivantes :

	Températures
Sable de surface	25°5C
à 1 cm	25°C
à 2 cm	24°C
à 3 cm	22°5C
à 4 cm	20°5C

Pollock et Hummon (1971) notent que les variations journalières excédant 5°C, dans du sable grossier, sont limitées aux 10 cm supérieurs du sable, au milieu et en haut de la plage.

Ces variations de température dépendent bien entendu de l'amplitude de la marée au lieu considéré (voir tableau 9). Ajoutons qu'à La Rochelle les basses mers de vive eau, correspondant aux maxima bimensuels d'amplitude, se retrouvent constamment à environ 11 b (T.U.) et 23 h. C'est-à-dire que la plus grande partie de la zone intertidale est découverte à l'heure diurne de maximum d'insolation, donc de température et, la nuit, au moment où la température est la plus basse.

Le printemps est la saison où l'amplitude de ces variations de température est minimale, ce qui pourrait peut-être expliquer un développement élevé de beaucoup d'Harpacticoïdes à cette époque de l'année, l'eurythermie des jeunes étant sans doute moins grande que celle des adultes.

6) *L'hydrodynamisme.*

Nous l'avons vu, la géomorpbologie des plages et l'bydrographie des Pertuis charentais conditionnent le mode auquel elles sont soumises. La plage de La Couarde présente un mode battu, tandis que celui de la plage de Rivedoux est semi-abrité. Sur le continent, on peut considérer que, en temps normal, le mode est de plus en plus abrité et calme au fur et à mesure que l'on descend du nord vers le sud, de Aytré à l'estuaire de la Charente. A l'Aiguillon, le mode est un des plus calmes que l'on puisse trouver dans la région.

L'hydrodynamisme, si faible soit-il, joue toujours un grand rôle dans le renouvellement du milieu interstitiel. Beaucoup d'auteurs (Delamare Deboutteville, 1960 ; Jansson, 1967*b* ; Boaden,

Source : MNHN, Paris

1968 ; Steele *et al.*, 1970 ; Rield, 1971 ; Williams, 1971 ; Harris, 1972*a* ; etc...) ont montré l'importance de ce facteur. Que ce soit grâce aux vagues (« pumping », ou « buvardage » de Delamare Deboutteville) ou en raison de la pente, l'eau interstitielle circule à travers le sédiment, permettant ainsi le renouvellement des gaz dissous. Riedl a calculé qu'une plage moyennement exposée filtrait $7{,}3 \times 10^6$ m³ d'eau par km et par an ; sur une plage battue, 20 m³ d'eau par mètre et par jour passent dans les interstices. Durant le drainage vers le bas, l'eau parcourt la longueur du corps (environ 1 mm) de la plupart des animaux du mésopsammon en 1 seconde.

Williams résume ceci en disant que, pour les plages sableuses, la hauteur des vagues est le facteur dominant de l'hydrodynamisme dans la zone de basse mer et de mi-marée, alors que, dans la haute plage, c'est la pente.

Dans le cas des vases, dont l'imperméabilité empêche pratiquement toute circulation de l'eau interstitielle, la turbulence de l'eau sus-jacente permettra tout-de-même le maintien d'une certaine couche de sédiment oxydé. A chaque marée haute, la pellicule superficielle est remise en suspension, surtout par mauvais temps. C'est ce qui confère cet aspect fluide à la vase superficielle prélevée, sur une épaisseur pouvant aller parfois jusqu'à 10 ou 15 cm. Ainsi, dans la vase intertidale d'une mer à marées, la couche oxydée sera plus épaisse, et les Copépodes Harpacticoïdes auront un biotope d'un volume beaucoup plus important que dans la zone sublittorale plus profonde.

7) *La teneur en oxygène.*

Sur ce point, je m'en tiendrai aux conclusions générales des auteurs, souvent vérifiées par mes propres observations.

A l'intérieur du substratum, la teneur en oxygène décroit avec la profondeur, et nous venons de voir qu'elle sera aussi fonction de l'hydrodynamisme. On admet, en général, que la méiofaune des sables moyens à fins se tient dans les cinq premiers centimètres et que, dans la vase, cette épaisseur est réduite à quelques millimètres. Il est en effet bien connu que les Harpacticoïdes disparaissent des milieux anoxiques (Coull, 1969). Mais les résultats des prélèvements n° 10 et 11 prouvent que ces Copépodes peuvent vivrent sous 2 ou 3 cm de vase (au-moins durant la période d'émersion) pour peu que l'oxygène soit renouvelée à la marée suivante. De son côté, Renaud-Debyser (1963) a pu constater que les Harpacticoïdes interstitiels peuvent s'enfoncer jusqu'à 75 cm de profondeur dans des sables grossiers bien drainés.

D'autre part, la diffusion moléculaire n'est pas à négliger, surtout pour les sédiments les plus fins, gorgés d'eau. Dans les sables, cette diffusion moléculaire dépendra beaucoup du tassement et de la granulométrie (Callame, 1960).

Fenchel et Riedl (1970), ainsi que Dinet (1971), ont montré l'importance de ce qu'ils appellent la « redox potential discontinuity » (R.P.D.) dans la distribution verticale de la méiofaune d'un biotope. En-dessous de celle-ci, le sédiment devient noir et n'est plus propre qu'à la vie anaérobie, avec un fort dégagement de SH_2.

Il existe donc une couche superficielle active, qui est le siège d'une vie aérobie intense ; si la teneur en oxygène dissous dans l'eau intertitielle y est plus faible que dans l'eau de mer sus-jacente, elle y est rarement nulle (Renaud-Debyser, 1963).

Cette teneur en oxygène dépendra aussi de la température, de l'éclairement et de la teneur en matière organiques. La photosynthèse des Diatomées benthiques augmentera la teneur en oxygène durant les heures diurnes. Fenchel et Straarup (1971) ont déterminé que la couche photique du sable fin avait une épaisseur égale à la moitié de celle des sables grossiers. Dans les vases fluvio-marines, il pourra même y avoir dégagement d'oxygène dans le milieu extérieur, la teneur en oxygène dissous du milieu intérieur de la pellicule superficielle restant sensiblement constante (Francis-Bœuf, 1947*a*).

8) *L'alcalinité et l'acidité.*

Les quelques mesures faites sur l'eau interstitielle des prélèvements montrent que le pH de cette eau est toujours voisin de la neutralité ; il est compris entre 7,4 et 8,3. Encore faut-il distinguer deux zones dans le sédiment :

Source : MNHN, Paris

— la couche superficielle, où l'activité photosynthétique est intense ; le pH y sera plutôt alcalin, en raison de l'appauvrissement du milieu en gaz carbonique.

— la couche « profonde », où les phénomènes respiratoires prévaudront, donnant lieu à une acidification du milieu.

Ceci avait été observé dans la vasière du Bout Blanc (La Rochelle) par Debyser (1952) qui avait relevé des pH de 6,55 à 6,80 entre 4 et 10 cm de profondeur, alors que la surface était alcaline.

En fait, les auteurs s'accordent à n'attribuer qu'une faible importance écologique à la valeur du pH ; ce ne serait en somme qu'un reflet de l'activité biologique du milieu.

9) *La teneur en matières organiques.*

Dans le substratum, la matière organique peut se présenter sous deux aspects :

— à l'état « solide », sous forme de débris d'algues ou d'animaux en cours de décomposition, ou sous forme d'organismes vivants ;

— à l'état dissous, dans l'eau interstitielle. On ne peut alors l'identifier que par analyse chimique.

De la teneur en matières organiques dépend, nous venons de le voir, la teneur en oxygène dissous et, par conséquent, l'épaisseur de la couche dans laquelle les Harpacticoïdes pourront vivre. Sur le littoral charentais, la quantité de matière organique est souvent importante, surtout sur le contiuent. En général, elle est en rapport avec le pourcentage de vase du sédiment. A Yves, le 19 novembre 1968, la teneur en matière organique dissoute était de 20,5 mg/l * et il y avait environ 3 % de matières organiques solides dans la vase. A la même date, à Fouras-Nord, la teneur en matière organique dissoute était de 13,8 mg/l *, alors qu'elle était de 19,7 mg/l * aux Nauteries.

De son côté, Callame (1961*a*) a indiqué la teneur en *azote total* à différents niveaux de certaines des plages que j'ai prospectées :

à Aytré, elle est de 0,028 à 0,031 % (du poids sec) au-dessus de 4 m ; entre 3,50 m et 1 m, elle est à peu près uniforme (environ 0,05 %). La zone de « vase sableuse » située au-dessous de 1 m présente un maximum (0,076 %).

à Châtelaillon, dans la zone de sable fin, la teneur en azote varie de 0,04 %, aux bas niveaux, à 0,058 % vers 2,50 m et 0,049 % à 2,90 m.

à Rivedoux et La Couarde, nous avons des valeurs nettement plus faibles, allant de 0,02 % aux bas niveaux, à 0,007 % dans le haut de l'estran. Pour Rivedoux, Faure (1970) indique également plusieurs valeurs.

Une règle générale se dégage donc : plus le sédiment est envasé, plus il contient de matières organiques, ce qui, dans la zone intertidale, est très naturel.

Bien entendu, ces valeurs ne sont pas statiques ; il existe des variations saisonnières. Par exemple, l'activité photosynthétique est beaucoup plus intense en saison chaude et sous éclairement maximal, ce qui augmente la production de matière organique par les Diatomées. Il en va de même, comme nous le verrons, pour la multiplication des Copépodes Harpacticoïdes et de beaucoup d'organismes de la méiofaune.

Cette matière organique, qu'elle soit particulaire ou dissoute, est d'ailleurs une source de nourriture pour les Harpacticoïdes, mais elle peut aussi, si elle est trop abondante, priver le milieu d'oxygène, en raison de l'activité bactérienne. Les milieux favorables à l'installation d'une faune harpacticoïdienne correspondront donc à un état d'équilibre plus ou moins stable entre le confinement anoxique et la carence en matières organiques assimilables.

Bien d'autres facteurs écologiques, tels les échanges de sels minéraux (Callame, 1961*b* ; Kühl et Mann, 1966) entre l'eau interstitielle des sédiments et l'eau qui les recouvre, interviennent dans la caractérisation d'un biotope, mais je ne les envisagerai pas dans le cadre très général de ce travail.

Tous les facteurs que nous venons de passer en revue sont donc étroitement liés les uns aux autres. On peut également en conclure qu'une plage n'est pas le substrat homogène et stable que l'on pourrait supposer, surtout en ce qui concerne la méiofaune.

* Exprimée en « acide oxalique ».

Source : MNHN, Paris

10) *Réactions des animaux.*

On peut se demander alors comment cette méiofaune et, en particulier, les Harpacticoïdes réagissent aux variations plus ou moins brutales des divers paramètres écologiques et, surtout, aux plus fluctuants d'entre eux : la température et la salinité ?

Il faut distinguer les cycles rythmiques réguliers des variations imprévisibles, plus brusques (Sournia et Frontier, 1968). En effet, dans nos régions, la plupart des facteurs envisagés présentent un cycle saisonnier et un cycle « tidal » très marqués. Les animaux qui vivent dans la zone intertidale sont adaptés à ces cycles, et leurs distribution se fait selon leurs aptitudes physiologiques. C'est le cas de toutes les communautés contrôlées principalement par des facteurs physiques, telles que les a définies Sanders (1968). Les espèces mésopsammiques sont localisées exclusivement dans la zone de sable propre et humide (P. AX et R. AX, 1970) ; la haute plage, région aux conditions beaucoup plus rigoureuses, est très peu peuplée ; les animaux qui exigent beaucoup d'oxygène vivent de préférence en surface et dans les sédiments les plus grossiers (Pollock, 1971), etc... En somme, « les facteurs du milieu agissent suivant la loi du tout ou rien, à savoir qu'une espèce ne peut vivre dans un milieu que si les limites de variations de *tous* les facteurs de ce milieu sont compatibles avec sa physiologie propre » (Delamare Deboutteville, 1951).

Lorsque les conditions deviennent trop rigoureuses, les animaux qui le peuvent s'enfoncent dans le sédiment, principalement sous l'effet de la température. En hiver, les Harpacticoïdes sont répartis sur une plus grande épaisseur de substrat qu'en été (Swedmark, 1964 ; Harris, 1972*a*). Renaud-Debyser (1963) avait, de même, remarqué des déplacements verticaux durant la marée : les espèces mésopsammiques comme *Paraleptastacus spinicauda* s'enfoncent durant le jusant et remontent avec le flot (avec un retard de deux heures). Personnellement, le 27 septembre 1965, j'ai fait deux prélèvements juxtaposés, sur une profondeur de 15 cm, au niveau de la zone de résurgence de la plage de sable légèrement vaseux du Martrais (île de Ré) : l'un juste après l'émersion, l'autre juste avant l'immersion suivante, c'est-à-dire à environ 4 heures d'intervalle. Le tableau 11 indique la liste des Harpacticoïdes obtenus aux deux moments (dans 2 litres de sédiment). On peut constater, outre l'extrême pauvreté quantitative de ce milieu, qu'en effet, il y a environ deux fois plus d'espèces dans le second prélèvement. Ces mouvements sont probablement dûs au confinement de plus en plus prononcé du milieu interstitiel durant la période d'émersion (plus de 4 heures à ce niveau).

Cependant, Boaden et Platt (1971) n'ont pas constaté une telle dépendance avec la marée sur les plages de l'Irlande du Nord.

Tableau 11. — Prélèvements juxtaposés dans la zone de résurgence de la plage du Martrais (île de Ré).

	10 h 05	14 h 20
Ectinosoma normani	1	
Leptocaris trisetosus		1
Sacodiscus fasciatus		1
Parathalestris irelandica	1	3
Rhynchothalestris rufocincto	1	1
Dactylopodia tisboides		8
Paradactylopodia brevicornis	2	
Dactylopodella flava		2
Robertgurneya similis		1
Paramphiascella vararensis		5
Mesochra pygmaea	2	
Enhydrosoma propinquum		2
Rhizothrix wilsoni n. sp.		1
Laophonte cornuta s. str.		2
Laophonte inornata		5
Laophonte parvula	1	
Heterolaophonte strömi s. str.		1
Paralaophonte congenera s. str.		1
Paralaophonte brevirostris s. str.	2	
Asellopsis intermedia	1	1
copépodites indéterminés	26	
Total	37	35

Source : MNHN, Paris

En ce qui concerne les plages sans marées, P. AX et R. AX (1970) pensent que les migrations verticales et horizontales de la méiofaune dans la zone de sable humide souterraine sont apériodiques et dépendent surtout du déplacement du niveau de l'eau interstielle.

D'autre part, Boaden (1968) a pu constater que les animaux interstitiels ont tendance à s'enfoncer dans le sédiment au moment où le front du flot traverse leur habitat, ceci indépendamment de la réaction au choc thermique. Certains peuvent même avoir des réponses de rhéotactisme positif (le Tubellarié *Turbanella hyalina*, par exemple).

Donc, en général, la méiofaune (et en particulier les Harpacticoïdes) réagissent aux rigueurs du milieu ambiant par des migrations verticales d'amplitude plus ou moins grande. Il faut également rappeler que les fortes chaleurs estivales auront pour effet un accroissement considérable de la population, la température agissant principalement sur le cycle de la reproduction en raccourcissant la durée des stades et des générations (Harris, 1972*b*).

Ces variations des facteurs écologiques ne sont évidemment pas reproductibles d'une année sur l'autre ; il ne faut donc pas s'attendre à retrouver exactement la même composition faunistique d'une année à l'autre dans un même biotope.

Il faut également considérer les variations accidentelles, plus brutales : diminution de la salinité à la suite de fortes pluies, augmentation de cette même salinité sous l'effet d'une température élevée ou d'un vent violent, hydrodynamisme violent à la suite de tempêtes, choc thermique au moment de l'arrivée du flot sur une plage surchauffée en été, etc... Ce sont ces variations qui provoquent les migrations apériodiques de la méiofaune, dont la plus courante consiste, là encore, en un enfoncement dans le substratum. Nous avons vu en effet que le sédiment a une mauvaise conductibilité thermique et que les variations de salinité n'étaient sensibles qu'en surface. De nombreux auteurs (Barnett, 1968 ; Bush, 1966 ; Jansson, 1968*b*) ont constaté, par exemple, qu'une forte pluie provoque un enfoncement de la méiofaune dans le sable ; mais Bush suppose que les Harpacticoïdes sont entraînés par l'écoulement de l'eau de ruissellement.

Par ailleurs, Jansson (1968*b*) aurait observé, chez *Paraleptastacus spinicauda*, une secrétion de mucus en cas de forte pluie ou de forte salinité.

En fait, la réaction d'enfoncement ne peut guère concerner que les espèces sabulicoles. Or, sur les grandes étendues de vase, les variations superficielles de salinité et de température sont encore plus marquées. Nous avons bien vu plus haut que la vase était un milieu moins facile à perturber, en profondeur, que le sable, mais l'épaisseur de la couche aérobie y est aussi beaucoup moins épaisse que dans les sables et ne permet aux fouisseurs qu'un enfoncement de quelques millimètres. Comme le fait remarquer Pollock (1971), l'eurythermie et l'euryhalinité des animaux vivant dans la vase doivent donc être plus grandes que celles des animaux qui peuvent s'enfoncer plus profondément dans le sable.

Dans les cas extrêmes (assèchement prolongé, variations extraordinaires de la salinité et de la température), certains Harpacticoïdes d'eaux saumâtres peuvent présenter un état de « quiescence » prolongé. C'est le cas, par exemple, de *Cletocamptus retrogressus*, étudié par Champeau (1967, 1970). Mais, pour la plupart des espèces rencontrées ici, de telles conditions dépassent le seuil létal. Elles ne se rencontrent d'ailleurs que très rarement, et seulement en des points bien particuliers de la côte dont l'étude n'entre pas dans le cadre de ce travail.

Source : MNHN, Paris

Chapitre II

MÉTHODOLOGIE

A. — PRÉLÈVEMENT ET TRAITEMENT DES ÉCHANTILLONS

La méiofaune étant devenue l'objet de nombreuses études, les techniques se sont affinées et de nombreuses méthodes ont été expérimentées ces dernières années, tant pour la récolte du matériel que pour le tri des prélèvements. En fait, méthodes et techniques dépendent du groupe faunistique que l'on veut recueillir.

Les techniques employées au cours de ce travail ont été indiquées dans des publications antérieures (Bodin, 1964, 1970), mais il semble utile de les rappeler ici, car elles ont quelque peu varié dans le détail et doivent être justifiées. Elles sont en effet parfois un peu différentes des méthodes habituelles répertoriées par Renaud-Mornant (1966) et McIntyre (1969), car elles devaient répondre aux trois impératifs que je m'étais fixés, à savoir :

— permettre avant tout une étude générale de la distribution horizontale des Harpacticoïdes dans la zone intertidale des côtes charentaises ;

— permettre une étude quantitative en même temps que l'étude qualitative, grâce à l'obtention d'une faune aussi concentrée que possible dès la prise des échantillons ;

— être adaptées aux différents sédiments rencontrés, qui devaient être les plus variés possible.

1) *Récolte des échantillons*

Étant donné que tous les prélèvements ont été effectués dans la zone intertiale et à marée basse, leur positionnement a été très simple et précis. Comme, d'autre part, cette étude n'avait pour but que de donner une idée de la répartition générale des Harpacticoïdes sur cette côte, je n'ai pas jugé utile d'employer un moyen de prélèvement permettant, de façon précise (à l'aide d'un tube, par exemple), de reconnaître la répartition verticales des espèces dans le sédiment. De toute manière, la technique du carottage n'aurait pu être valable que dans les sables propres de l'île de Ré ou, à la rigueur, les sables vaseux d'Aytré, car les autres biotopes sont trop envasés pour que les Harpacticoïdes puissent vivre en-dessous de 5 cm d'épaisseur, comme de nombreux auteurs l'ont reconnu. J'ai donc utilisé une banale « écope » de bateau qui suffit à prélever en même temps le sédiment et l'eau interstitielle sur une épaisseur de 5 cm.

Dans les sables à faible teneur en vase, j'ai procédé parfois par prélèvement de couches successives de 5 cm d'épaisseur pour mettre en évidence une éventuelle zonation verticale. Ce procédé a également été utilisé pour distinguer la faune d'une faible couche de vase de celle de la couche de sable sous-jacent (prélèvements nº 10 et 11, à Châtelaillon). De toute façon, pour tenir compte de l'enfoncement des Harpacticoïdes dans le sable non colmaté par des éléments fins, les échantillons y ont été prélevés sur une épaisseur pouvant aller jusqu'à 10 à 15 cm.

La méthode dite « du puisard », instaurée par Karaman et Chappuis (Serban, 1963) et largement pratiquée par Delamare Dehoutteville dans ses nombreux travaux sur la faune littorale souterraine, a été seulement utilisée ici pour faire des sondages dans les sables propres épais, en particulier à La Couarde et Rivedoux, principalement dans la haute plage. Sur les plages de la côte continentale, l'épaisseur de sable est souvent réduite par la présence d'une couche de bri flandrien ou de la banche calcaire, ou encore d'une couche de galets proche de la surface. Par ailleurs, la couche oxydée dépasse rarement 5 cm.

Source : MNHN, Paris

Eu égard aux variations de la profondeur des prélèvements, il était évidemment difficile de rapporter ceux-ci à une surface déterminée (Renaud-Mornant, 1966). C'est pourquoi j'ai préféré adopter le principe du *volume minimum* tel que l'a défini Picard (1965) dans sa thèse. Comme le fait remarquer cet auteur, il est possible, dans certains cas, d'évaluer la surface concernée à partir du volume et de l'épaisseur du prélèvement. Par exemple, dans cette étude, le volume minimum choisi est de 500 cm³. Donc, pour les vases et les sables vaseux, prélevés uniformément sur une épaisseur de 5 cm, la surface correspondante peut être évaluée à 100 cm². C'est d'ailleurs la surface de référence conseillée par plusieurs auteurs pour les résultats quantitatifs en méiofaune. Par contre, dans le cas des prélèvements par la méthode du puisard, il devient impossible de rapporter la quantité de Copépodes trouvés à un volume, et encore moins à une surface. Je me suis cependant fixé 1 litre d'eau de percolation, bien remué et prélevé rapidement au fond du trou, comme volume d'échantillon.

Le volume minimum choisi de 500 cm³ peut paraître exagérément élevé (250 cm³ à Marseille, Bonin, 1964). Mais il a été retenu, après plusieurs essais, pour tenir compte des variations de densité, souvent importantes en zone intertidale, afin d'obtenir des quantités de Copépodes suffisantes pour que les divers calculs de l'analyse quantitative aient une signification acceptable, même pour les espèces de moindre importance. Pour l'étude de la méiofaune des plages de sable de la Manche et du Bassin d'Arcachon, Renaud-Debyser avait choisi un volume minimum de 2 dm³ (Renaud-Debyser et Salvat, 1963).

Toujours dans le but d'éviter ces variations quantitatives, et afin de parvenir à une caractérisation moyenne de la station, j'ai pris soin de récolter ce volume en effectuant des prises en quatre ou cinq endroits différents d'une surface d'aspect homogène. Vitiello (1968), pour un milieu plus homogène il est vrai, avait démontré qu'il fallait effectuer trois prélèvements de 100 cm³ pour un seuil de signification des variations de 1 %. Malgré ces précautions, plusieurs prélèvements (en particulier de la haute plage) n'atteignent pas le minimum de 100 Copépodes au-dessous duquel les pourcentages n'ont plus beaucoup de signification : sauf exception, ces échantillons n'ont pas servi à l'analyse quantitative des peuplements.

Les échantillons ont été fixés le plus rapidement possible à l'alcool à 50° afin d'éviter toute modification faunistique durant les quelques heures séparant la prospection de la filtration. Il m'est arrivé, en effet, de trouver environ 75 Harpacticoïdes dans le tractus digestif d'un *Cardium edule* ayant séjourné dans un échantillon contenu dans un bocal. Le confinement peut donc provoquer des prédations, même « involontaires » comme celle-ci et, de plus, modifier la structure de la population : il peut se produire des phénomènes anormaux au niveau de l'accouplement, et une élévation de température peut accélérer le développement des jeunes et leur passage au stade adulte. Ces inconvénients peuvent être très atténués par une conservation des prélèvements au froid.

2) *Filtration*

C'est une phase essentielle de concentration de la faunule destinée à réduire la durée du tri. Comme pour mon étude sur les substrats meubles de la région de Marseille (Bonin, 1964), j'ai utilisé une colonne de tamis (Mayer, série biologique) dont la dimension des mailles en fonction du numéro du tamis est indiquée dans le tableau ci-dessous :

N°	14	110	150	200
maille (mm)	1,48	0,153	0,103	0,079

Étant donné le colmatage par les particules fines, le n° 200 n'a été utilisé que pour les sables propres. C'est justement dans ces sables que l'on rencontre une population interstitielle, aux individus très petits et très allongés, qui sont bien retenus sur ce tamis. Le n° 14 ne sert évidemment qu'à retenir les plus gros détritus. Il n'est pas nécessaire d'anesthésier la faunule avant le tri puisque le prélèvement est fixé auparavant.

La méthode de filtration en elle-même est très simple, sinon rudimentaire, mais très efficace (Bodin, 1964 ; Dinet, 1971). C'est la méthode de l'élutriation qui consiste à mettre de petites fractions de sédiment en suspension dans un cristallisoir à l'aide d'un jet d'eau contrôlé : les éléments les plus légers (dont les Harpacticoïdes) se maintiennent en suspension, tandis que le sable retombe au fond. Il suffit alors de verser rapidement le liquide sur la colonne de tamis. En répétant l'opération plusieurs fois, selon la finesse du sédiment, on parvient à extraire la quasi-totalité des Copépodes. Les refus de tamis sont ensuite recueillis dans un pilulier à l'aide d'un jet de pissette d'alcool.

Malheureusement, dans le cas des sédiments très fins et vaseux, les tamis se colmatent très rapidement et les refus sont encore très importants avant le tri. On est alors presque conduit au tri sans concentration préalable envisagé par Uhlig *et al.* (1973). Comme le soulignent ces auteurs, c'est une méthode qui demande beaucoup de temps, surtout si la faune est abondante.

Source : MNHN, Paris

3) *Tri à la loupe binoculaire*

Les Harpacticoïdes sont séparés des détritus et des autres animaux contenus dans les refus des tamis sous la loupe binoculaire, au grossissement 25 ×. C'est là, certainement, l'opération la plus longue et la plus fastidieuse, surtout dans le cas des vases. Mais elle demande également beaucoup d'attention pour les prélèvements susceptibles de contenir une faunule typiquement interstitielle, dont les représentants (genres *Arenosetella*, *Hastigerella*, etc...) apparaissent sous la forme de très petits bâtonnets, souvent accolés aux Nématodes ou aux fibres végétales. La superposition des tamis permet d'ailleurs de ne pas avoir de gros détritus avec les petits individus. Il est toutefois recommandé de colorer les animaux, par exemple à l'aide du Rose Bengale.

Les tris ont donc été faits à la loupe binoculaire, par transparence, à l'aide d'une cuve « de Dollfus » dont le fond quadrillé en relief permet de ne laisser échapper aucun animal. J'ai tenu á trier tous les Harpacticoïdes contenus dans le volume minimum, le système qui consiste à ne prendre que les 100 premiers individus au hasard ne me paraissant pas convenir à l'étude d'un milieu aussi fluctuant que la zone intertidale. D'autre part, les risques d'erreur sont alors très importants ; les différences de forme et de poids entre les espèces font qu'elles sont plus ou moins masquées par les détritus, ce qui peut favoriser la capture de certaines d'entre elles. De plus, comme je l'ai dit plus haut, les espèces des genres *Hastigerella* et *Arenosetella* sont souvent accolées à des Nématodes et doivent être recherchées minutieusement. Il y a également un problème pour les individus accouplés. Tous ces éléments peuvent fausser les comptages si l'on ne trie pas toute la faune du volume prélevé. Je n'ai pas voulu non plus utiliser la méthode de fractionnement expérimentée par Bougis (1950), préférant opérer ce fractionnement après le tri, dans les cas où la population harpacticoïdienne était très abondante.

B. — DÉTERMINATION DES HARPACTICOÏDES

Les déterminations ont été faites, comme d'habitude, à partir de la monographie de Lang (1948), de ses révisions (Lang, 1965) et de tous les travaux de systématique les plus récents qui figurent dans mon catalogue (Bonin, 1967) et dans ses deux additifs (Bonin, 1971 et sous presse).

Dans les sables, les populations d'Harpacticoïdes atteignent parfois des densités très élevées, de l'ordre de plusieurs dizaines de milliers dans 500 cm^3 de sédiment. Pour ne pas prolonger indéfiniment la détermination des espèces et les comptages, j'ai dû recourir à une méthode de fractionnement. J'ai utilisé une technique simple de fractionnement volumétrique : les Harpacticoïdes triés ont été placés dans un petit récipient gradué contenant un mélange d'alcool et de glycérine ; le tout étant bien homogénéisé par agitation, j'ai prélevé à la pipette un certain volume de ce mélange, en plusieurs fois, de façon à obtenir environ 1 500 à 2 000 individus. Le nombre total d'Harpacticoïdes triés est obtenu en multipliant le nombre d'individus déterminés par le rapport du volume du mélange initial sur le volume prélevé. Ce nombre total d'Harpacticoïdes est en effet indispensable pour le calcul de l'indice de diversité et pour l'évaluation de la densité et de la biomasse. Mais les différents pourcentages (dominance, etc...) ont été calculés à partir du nombre de Copépodes déterminés.

Avec de telles quantités d'individus, et malgré une diversité spécifique très faible, les déterminations ont également pris beaucoup de temps. Les descriptions s'affinent, le nombre des espèces se multiplie sans cesse (pour le genre *Tisbe*, il existe même des espèces « jumelles » !), et l'écologiste, s'il veut être rigoureux, doit en tenir compte. Pour beaucoup de genres, et même de familles, il est nécessaire de disséquer au-moins quelques appendices pour parvenir à une certitude ; encore le doute demeure-t-il parfois, malgré la dissection complète de nombreux individus. Il faut aussi considérer que les peuplements étudiés correspondent à un ensemble très euryhalin et eurytherme, ce qui se traduit par une grands plasticité phénotypique de la part de certaines espèces (Battaglia, 1959). En cas de doute, la seule solution est la description aussi complète que possible des individus en question, ce qui retarde d'autant le travail proprement écologique.

Outre le classement par sexe, j'ai compté séparément les femelles ovigères et les femelles non-ovigères et j'ai dénombré les couples. La discrimination « mâle avec spermatophore » et « mâle sans spermatophore » n'est pas toujours facile par le seul examen de l'animal entier : c'est le cas notamment d'espèces comme *Halectinosoma cooperatum* ou *Microarthridion fallax* pour lesquelles cette distinction n'a pas toujours été faite. Pour de très petites espèces (des genres *Arenosetella*, *Hastigerella*), il fut même parfois jugé trop long de distinguer les sexes : seules les femelles ovigères ont alors été valorisées parmi les adultes.

Source : MNHN, Paris

Un problème particulier se pose pour la détermination des stades copépodites. Tout d'abord, je précise que j'ai rangé dans cette catégorie tous les individus non-parvenus à l'état adulte, c'est-à-dire au stade VI (Johnson et Olson, 1948 ; Takeda, 1950), mais ayant, bien entendu, dépassé le dernier stade nauplius. La détermination des stades copépodites est très utile pour l'étude des périodes de reproduction et des variations saisonnières : telle espèce qui sera pauvre en adultes au printemps, par exemple, pourra être représentée par une grande quantité de jeunes. C'est le cas de *Asellopsis intermedia*, à Yves, en mai 1968 (prélèvement n° 13).

Mais il est souvent très délicat de répartir les copépodites dans les différentes espèces. Cette difficulté est toutefois diminuée quand on dispose de centaines ou de milliers de copépodites dans une population : avec une certaine habitude, par comparaison avec les adultes et à l'aide des stades intermédiaires, il devient possible de reconnaître au-moins les copépodites des espèces les plus fréquentes. Les autres peuvent, la plupart du temps, être répartis dans les différentes familles. Car, pour les copépodites de familles telles que les Ectinosomidae ou les Tisbidae, notamment, il est souvent impossible d'aller plus loin dans la précision. Pour certains individus, abîmés ou très jeunes, il est même parfois impossible d'indiquer le nom de famille.

Il n'est bien entendu pas question de la détermination des nauplii ; j'ai pu cependant reconnaître cinq ou six types différents chez ces stades larvaires, et en particulier le type « *Stenhelia* » décrit par Purasjoki (1945) et Bresciani (1960). Bien que les plus petits stades nauplii soient certainement entraînés à travers le plus fin des tamis employés, j'ai compté (ou évalué) ceux qui restaient afin d'avoir une meilleure idée des périodes de reproduction.

C. — CAUSES D'ERREURS

Au niveau de la filtration, la taille des mailles du tamis le plus fin (79 microns) permet probablement aux plus petits individus de passer. Les premiers stades nauplii, les petits copépodites et les adultes des espèces les plus minuscules sont certainement les groupes les plus touchés par cette cause d'erreur, mais il n'est guère possible de dire dans quelle proportion. Il ne faut d'ailleurs pas s'exagérer l'importance de ces pertes, car les éléments fins du sédiment colmatent en partie les mailles du tamis. Il faut cependant considérer les quantités correspondant á ces catégories comme des minima.

Le système de filtration par élutriation peut être également une source d'erreur sur le nombre de femelles ovigères et de couples. Chez certaines espèces, les sacs ovigéres se détachent facilement, surtout au moment de l'éclosion des nauplii, et le courant nécessaire à la mise en suspension du sédiment peut, par frottement avec les grains de sable ou sur les parois du cristallisoir, en arracher quelques uns. De même, les couples mal attachés peuvent être disjoints. Là encore, les quantités correspondant à ces deux catégories devront être considérées comme des minima.

Au niveau du tri, grâce á plusieurs vérifications du contenu des cuves de Dollfus, et eu égard aux effectifs élevés d'animaux triés, les erreurs peuvent être considérées comme négligeables.

D. — PARAMÈTRES ÉCOLOGIQUES

Pour la plupart des prélévements, j'ai noté (tableau 12, v. p. 000) :

— la température du milieu interstitiel (à 1/10° C près) plus, éventuellement, la température de l'air et de l'eau de mer ;

— la date et l'heure, ainsi que l'heure de la B.M. et son coefficient ;

— l'état de la mer dans les Pertuis durant les quelques jours précédant le prélèvement ;

— éventuellement, l'épaisseur de la couche oxydée.

De plus, des prélèvements de l'eau d'imbition du sédiment ont été effectués, sur lesquels ont été mesurés : la salinité, le pH, éventuellement la teneur en matière organiques dissoutes. La salinité a été mesurée par la méthode de C. Shalle, à partir de nitrate mercurique, en milieu nitrique, avec du diphényl-carbazone.

Enfin, de nombreuses prises ont servi à établir la granulométrie des sédiments sableux et, éventuellement, á évaluer leur teneur en vase.

Toutes ces données sont très importantes pour l'approche quantitative, surtout quand il n'est pas fait de mesures plus précises sur le substrat (Boaden et Platt, 1971).

Source : MNHN, Paris

E. — TRAITEMENT DES RÉSULTATS

Le premier auteur à avoir appliqué systématiquement des méthodes d'étude qualitative et quantitative à des populations de Copépodes Harpacticoïdes est Soyer (1971), qui a utilisé des coefficients définis ou employés par Sanders, Wieser, Picard et Glémarec pour mettre en évidence des peuplements de la zone sublittorale de la côte des Albères (Méditerranée occidentale), coefficients qui semblent pouvoir s'adapter aussi bien à une étude de la zone intertidale.

Dans un souci d'uniformiser les travaux dans ce domaine, et dans le but de permettre des comparaisons recevables, j'ai donc repris ces méthodes à mon compte. Je les rappellerai brièvement au début du chapitre suivant.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

MISE EN ÉVIDENCE ET CARACTÉRISATION DES PEUPLEMENTS

Toute étude de peuplement commence par l'établissement de listes faunistiques (en ce qui me concerne, j'ai jugé utile d'y faire figurer les stades copépodites). Mais la présentation et l'expression des résultats diffèrent selon les auteurs. La plupart du temps, ceux-ci se contentent d'énumérer les espèces récoltées en indiquant le lieu de leur prélèvement et, de façon plus ou moins précise, la nature du sédiment.

Comme je l'ai dit plus haut, SOYER (1971) est, en fait, le premier à avoir utilisé, dans son remarquable travail sur les Copépodes Harpacticoïdes de la côte catalane française, des méthodes d'étude qualitative et quantitative rationnelles à partir de coefficients définis par différents auteurs et par lui-même. J'avais craint que ces techniques ne pussent s'appliquer à une étude de la zone intertidale, mais, grâce aux grandes quantités d'Harpacticoïdes récoltées, on verra qu'il n'en est rien.

Ce sont donc exactement les mêmes méthodes qui seront employées ici et, afin de permettre d'éventuelles comparaisons entre ces deux régions, très différentes l'une de l'autre, le plan du présent chapitre ainsi que celui de l'étude faunistique proprement dite seront calqués sur le plan adopté par Soyer (1971).

La méthode qualitative servira tout d'abord à mettre en évidence l'existence d'assemblages d'espèces, tandis que la méthode quantitative permettra de regrouper les divers prélèvements en quelques grands ensembles qui constitueront autant de peuplements, souvent bien différenciés et, en général, très homogènes.

A. — MISE EN ÉVIDENCE DES PEUPLEMENTS

I. — MÉTHODE QUALITATIVE.

Nous avons vu que le littoral charentais offrait une gamme très étendue de biotopes allant des sables purs aux vases pures. D'après tous les travaux antérieurs, on peut logiquement penser que, même dans cette marge relativement étroite qu'est la zone intertidale, les Copépodes Harpacticoïdes auront des préférences pour l'un ou l'autre de ces biotopes et qu'ils tendront à se regrouper selon des exigences ou des tolérances écologiques communes.

Cette coexistence répétée de certaines espèces a pu être mise en évidence par une méthode déjà très utilisée en phytosociologie, celle du « coefficient d'affinité cénotique » entre deux espèces **A** et **B** que JACCARD (1902) définit par la formule :

$$A = \frac{Na,b}{Na + Nb - Na,b} \times 100$$

formule dans laquelle **Na** est le nombre de prélèvements où l'espèce **A** est présente, **Nb** le nombre de prélèvements où l'espèce **B** est présente, et **Na,b** le nombre de prélèvements où les deux espèces **A** et **B** coexistent. Ce coefficient d'affinité cénotique est calculé pour le plus grand nombre possible d'espèces

Source : MNHN, Paris

et les résultats sont regroupés dans un tableau à double entrée sous forme de « **diagramme-treillis** ». Les espèces ayant les plus fortes affinités seront réunies par permutation, les plus forts coefficients devant se trouver au bord de la diagonale du diagramme.

Comme le fait remarquer Soyer, cette méthode présente cependant l'inconvénient de mettre sur un même plan deux espèces qui peuvent être représentées par des nombres très différents d'individus. Les divers amendements qui ont été proposés pour pallier cet inconvénient font appel à des calculs beaucoup trop complexes pour être employés ici.

Il m'a paru inutilement long de comparer deux à deux les 104 espèces inventoriées dans les 108 prélèvements sur lesquels repose ce travail. Alors que Soyer avait classé les espèces d'après leur dominance pour ne retenir que les plus importantes, j'ai préféré les classer d'après leur fréquence sur l'ensemble des prélèvements, en éliminant toutefois les espèces plutôt pélagiques telles que *Euterpina acutifrons*, *Longipedia rosea*, etc... au profit d'espèces qui, bien que plus rares, sont plus typiquement interstitielles (*Laophontina acantha*, *Evansula incerta*, etc...).

Malgré ses inconvénients, cette méthode, appliquée aux 37 espèces retenues, a permis de mettre en évidence plusieurs contingents faunistiques (figure 14).

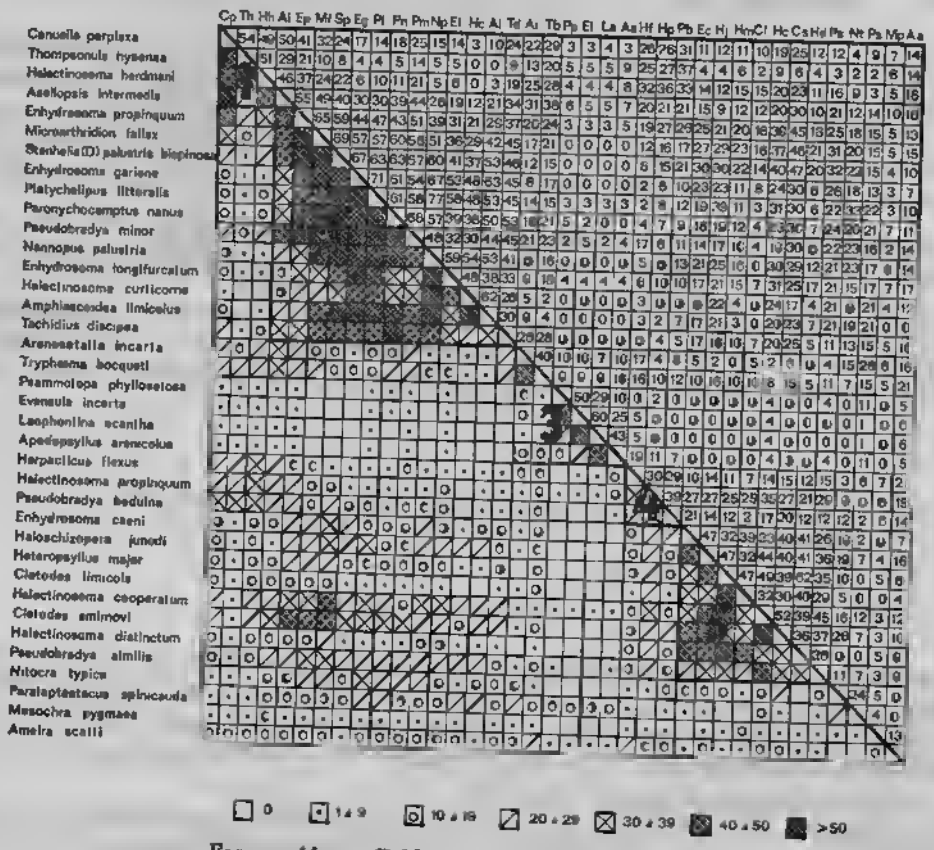


FIGURE 14. — Tableau d'affinité entre espèces.

Le premier groupe (1) est réduit à quatre espèces : *Canuella perplexa*, *Thompsonula hyaenae*, *Halectinosoma herdmani* et *Asellopsis intermedia*. Les deux premières se rencontrent en abondance dans le sable très propre, type La Couarde. Les deux autres sont également sabulicoles, mais tolèrent (ou préfèrent) que le sable soit vaseux. C'est pourquoi elles présentent (en particulier *A. intermedia*) de fortes affinités avec le groupe suivant.

Source : MNHN, Paris

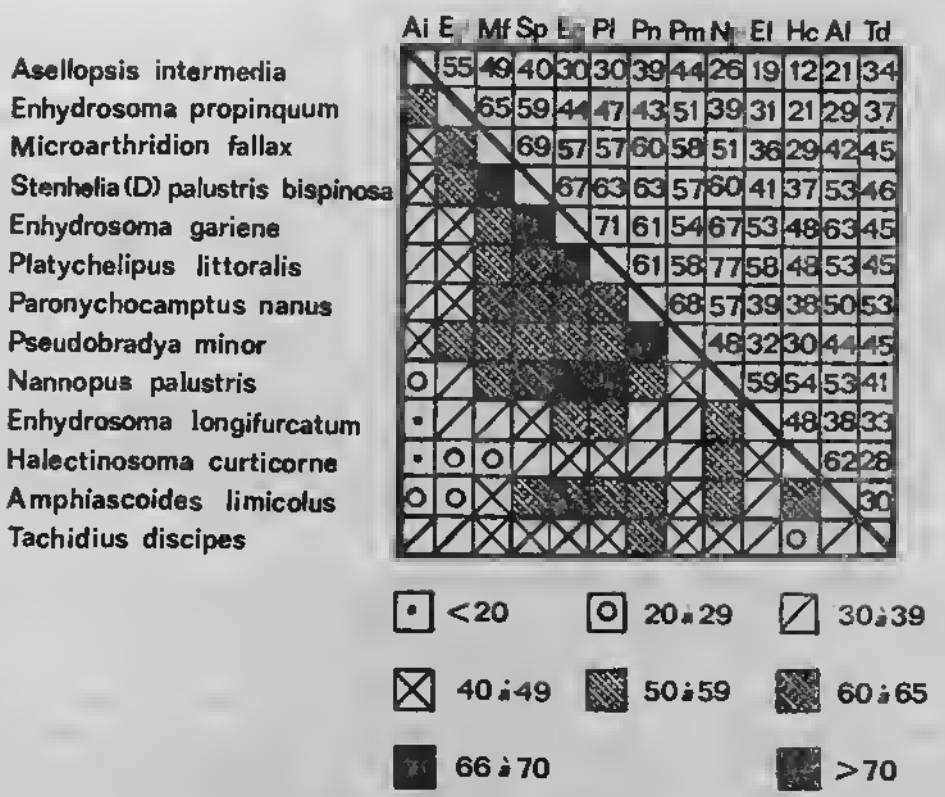


FIGURE 15. — Détail du Groupe 2.

Le second groupe (2) est le plus important, avec 13 espèces : *Halectinosoma curticorne, Pseudobradya minor, Tachidius discipes, Microarthridion fallax, Stenhelia (D.) palustris bispinosa, Amphiascoides limicolus, Enhydrosoma propinquum, E. longifurcatum, E. gariene, Nannopus palustris, Paronychocamptus nanus, Asellopsis intermedia* (qui appartient également au stock précédent) et *Platychelipus littoralis.*

Ces espèces présentent de fortes affinités avec celles du groupe 5, c'est-à-dire qu'elles sont vasicoles. Leur biotope d'élection est la vase des estuaires de la Charente (Les Nauteries) et de la Sèvre Niortaise (l'Aiguillon), ainsi que quelques étendues de vase situées à proximité de la sortie de collecteurs d'eaux pluviales (Aytré, Fouras-Nord). Nous avons vu que ces vases sont également celles dont la teneur en sable est la plus faible. Ce groupe correspond donc aussi aux formes les plus tolérantes à la dessalure en même temps que les plus typiquement limicoles *. D'ailleurs, la plupart d'entre elles sont des espèces communément dites « d'estuaires ».

Deux exceptions, cependant, sont à signaler : *Asellopsis intermedia* et *Enhydrosoma propinquum*, comme on le verra plus loin, sont plutôt sabulicoles puisque la première est largement dominante dans les sables vaseux d'Aytré et la seconde domine (moins nettement) dans la vase sableuse de Châtelaillon (groupe 5). La présence de *E. propinquum* dans ce groupe, en particulier, ne s'explique que par sa tolérance à la fraction fine.

Le détail de ce groupe (figure 15) donne une meilleure idée des affinités particulières de chaque espèce qui le compose.

Les espèces typiquement mésopsammiques sont groupées en un troisième stock (3). On y trouve six espèces : *Arenosetella incerta, Tryphoema bocqueti, Psammotopa phyllosetosa, Evansula incerta, Laophontina acantha* et *Apodopsyllus arenicolus*. A part les deux premières, ces espèces ne montrent

* Dans ce qui suit, il ne sera fait aucune distinction entre « vasicoles » et « limicoles ».

Source : MNHN, Paris

que peu d'affinité (moins de 10 %) avec les sabulicoles du premier groupe. Leur biotope d'élection se trouve dans les sables les plus grossiers de haut niveau, à Rivedoux, Aytré et Yves. Une certaine teneur en vase ne semble pas les gêner.

Un petit groupe (4) de trois espèces : *Harpacticus flexus*, *Halectinosoma propinquum* et *Pseudobradya beduina*, présente de fortes affinités avec celui des sabulicoles, mais aussi avec le groupe suivant.

Le dernier ensemble (5) se compose de 8 espèces : *Halectinosoma distinctum*, *H. cooperatum*, *Pseudobradya similis*, *Haloschizopera junodi*, *Cletodes limicola*, *C. smirnovi*, *Enhydrosoma caeni* et *Heteropsyllus major*. Ces espèces, en particulier *C. smirnovi* et *H. cooperatum*, conservent évidemment une forte affinité avec celles du second groupe, puisque ce sont toutes des vasicoles ; mais leur importance ne cesse de décroître depuis leur biotope préféré (la vase sableuse de Châtelaillon) jusqu'à l'estuaire de la Charente, soit qu'elles recherchent une certaine teneur en sable fin dans la vase, soit qu'elles tolérent moins les variations de salinité.

On trouve enfin un petit nombre de formes qui, bien que ne présentant pas plus d'affinités entre elles qu'avec les cinq groupes précédents, n'en sont pas moins connues pour être fréquentes dans ces milieux envasés littoraux. Ce sont : *Ameira scotti*, *Nitocra typica*, *Mesochra pygmaea* et *Paraleptastacus spinicauda*. Elles se trouvent en général dans les prélèvements de haut niveau, mais en faible quantité et de façon sporadique.

La méthode qualitative fait donc apparaître cinq groupes bien définis parmi les principales espèces du littoral charentais. On remarquera en effet qu'il n'y a pratiquement pas de chevauchement entre les groupes, sauf entre les deux premiers par l'intermédiaire de *Asellopsis intermedia*. Le second groupe est particulièrement homogène puisque son coefficient d'affinité moyen est de 47,03 %.

Quelques-unes de ces espèces ne sont, de toute évidence, pas ici dans leur biotope d'élection. *Halectinosoma herdmani* et *Harpacticus flexus*, par exemple, caractérisent la communauté des « sables fins infralittoraux » définie par Soyer (1971) et doivent donc se trouver en plus grande quantité à un niveau inférieur, dans la zone sublittorale (si les sables fins vaseux y persistent). Le cas de *Enhydrosoma propinquum*, cependant très abondante à Châtelaillon, relève sans doute aussi de cette interprétation puisqu'elle a été trouvée jusque dans la vase bathyale (Por, 1964*b*).

Ces quelques exceptions mises à part, le paragraphe suivant montre que les résultats de l'étude qualitative sont largement confirmés par l'étude quantitative.

II. — Méthode quantitative

1) *Délimitation des peuplements*

Il existe plusieurs méthodes quantitatives qui ont pour but de regrouper les prélèvements selon le pourcentage de faune qu'ils ont en commun, c'est-à-dire qu'elles impliquent un **comptage** des individus.

La méthode appliquée ici, dite « de Sanders et Wieser », s'inspire en fait des travaux d'écologistes terrestres tels que Agrell, Gisin, Renkonen, etc... Elle utilise la comparaison des prélèvements deux à deux en additionnant les plus petites dominances (« abundance value » de Wieser, 1960) des espèces communes aux deux prélèvements considérés. Le résultat représente, sous forme quantitative, l'élément faunistique commun aux deux prélèvements en question.

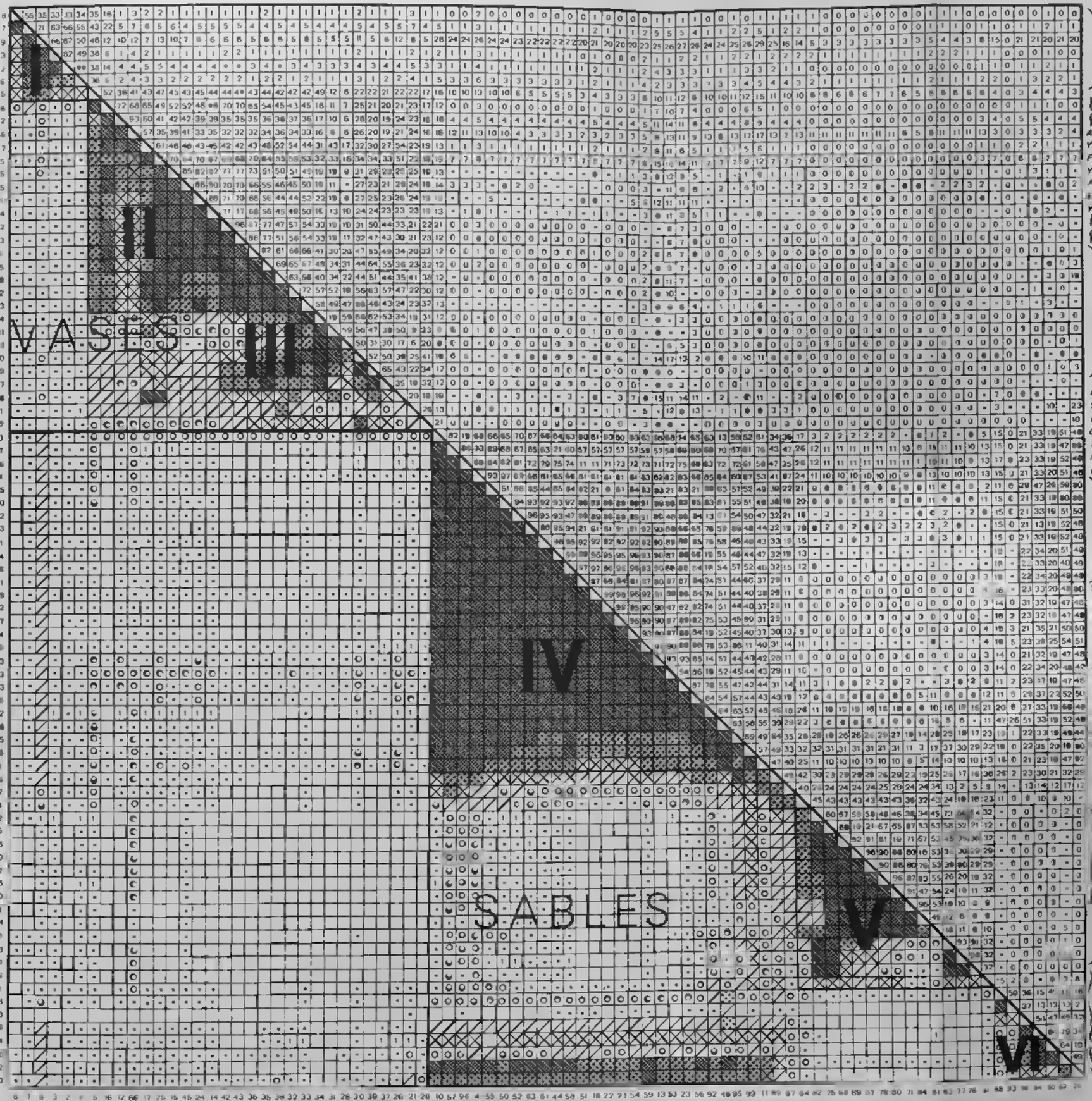
Prenons par exemple trois espèces A, B et C, avec les dominances suivantes dans deux prélèvements I et II :

	prélèvement I	prélèvement II
espèce A	15 %	76 %
espèce B	27 %	0 %
espèce C	58 %	24 %

La valeur de la dominance commune retenue pour l'espèce A sera 15 %, pour l'espèce B zéro, et pour l'espèce C 24 % ; les deux prélèvements auront donc 39 %, au minimum, de leur faune en commun.

Source : MNHN, Paris

Tableau d'affinité entre prélèvements



□ 0 ⊡ < 10 ⊙ 10 19 ▨ 20 29 ▩ 30 39 ▩ 40 50 ■ > 50

Figure 16

Source : MINHN, Paris

Les résultats sont regroupés, comme pour l'analyse qualitative, dans un « diagramme-treillis » à double entrée, les prélèvements étant rangés par ordre d'affinité, chaque prélèvement étant suivi par celui avec lequel il a le plus fort pourcentage de faune commune, de façon à ce que les pourcentages les plus élevés se trouvent près de la diagonale du diagramme.

Cette méthode faisant appel au pourcentage des espèces dans chaque prélèvement (dominance), il est bien évident qu'elle sera d'autant plus efficace que le nombre d'individus récoltés dans celui-ci sera plus élevé. Malgré la précaution que j'avais prise de choisir un volume minimum d'échantillon important, une vingtaine de prélèvements comportent moins de 100 Copépodes ; j'ai donc dû les éliminer, sauf deux (nº 91 et 93) qui étaient particulièrement représentatifs. Les échantillons éliminés concernent presque tous la zone de résurgence, c'est-à-dire la faune typiquement interstitielle de l'étage médiolittoral. On devra donc en tenir compte lors de l'interprétation de ce peuplement.

Finalement, la méthode quantitative a été appliquée à 82 prélèvements sur les 103 retenus pour cette étude. Bien que ces prélèvements aient été répartis sur plusieurs années et plusieurs saisons, les résultats semblent cohérents. On obtient une répartition de la population harpacticoïdienne qui tient compte des principaux facteurs écologiques et des variations saisonnières. Le diagramme (figure 16) met en évidence l'existence de deux grands ensembles bien distincts correspondant aux deux grandes entités qui se sont dégagées de l'étude granulométrique : les « vases » et les « sables ». Les affinités entre ces deux types de biotopes sont très faibles, et même souvent nulles.

Examinons tout d'abord la composition de l'**ensemble des vases**. Le pourcentage moyen de faune minimum commune à deux prélèvements y est faible : seulement 23 %. Ceci laisse supposer une certaine diversité de composition dans les peuplements vasicoles et, de fait, cet ensemble peut être subdivisé en trois groupes :

Le groupe I, nettement individualisé, est composé uniquement de prélèvements effectués dans la vase sableuse de Châtelaillon. Le pourcentage minimum de faune commune dépasse souvent 50% et n'est jamais inférieur à 30 % ; il est en moyenne de 49 %. Parmi les 7 prélèvements qui le composent, le nº 9 présente des affinités non-négligeables avec le groupe de ce que j'appellerai les sables vaseux et celui des sables de haut niveau, tandis que le nº 5 représente en quelque sorte un intermédiaire avec le groupe suivant dont il fait également partie.

Le groupe II et le groupe III, encore bien différenciés, présentent cependant un chevauchement important. Le groupe II réunit des prélèvements ayant un très fort pourcentage de faune en commun (55 %) ; dans le groupe III, ce pourcentage est également très élevé (50,5 %). La provenance des prélèvements du groupe II est très variée : Aytré, Yves, Fouras-Nord, l'Aiguillon et les Nauteries, tandis que le groupe III est composé uniquement d'écbantillons provenant des Nauteries, auxquels s'ajoutent les deux échantillons de la baie de l'Aiguillon.

Le chevauchement entre ces deux groupes indique qu'il y a un passage **progreeeif** d'un peuplement à l'autre (Soyer, 1971). Je pense que, dans le cas présent, cette évolution est à mettre en relation avec la teneur en sable de la vase et l'euryhalinité.

Ces trois aspects du peuplement des vases correspondent donc bien aux trois groupes d'espèces limicoles mis en évidence par la méthode qualitative. Cependant, la méthode quantitative montre mieux la particularité des vases de Châtelaillon par rapport à l'évolution progressive des peuplements entre Aytré et les Nauteries.

Cet ensemble des vases comprend enfin trois prélèvements aux affinités moins nettement marquées (nº 21, 26 et 29). Bien qu'ils se rattachent plutôt aux groupes II et III, on peut les considérer comme des prélèvements atypiques.

En tout, les vases réunissent donc 32 des 82 prélèvements sur lequels la méthode quantitative a été appliquée.

Il en reste donc 50 pour représenter l'**ensemble des sables**. Dans ce dernier, le pourcentage moyen de la faune commune à deux prélèvements est un peu plus élevé que dans les vases : 33 %.

On y distingue tout d'abord un groupe de 26 prélèvements d'une extraordinaire bomogénéité, puisque la plupart des coefficients d'affinité y dépassent 50 % ; le pourcentage moyen minimum de faune commune à deux prélèvements atteint 74 % ! C'est donc, de loin, le peuplement le mieux individualisé de tous ceux que j'ai rencontrés sur le littoral charentais. Et pourtant, les prélèvements qu

Source : MNHN, Paris

le composent appartiennent à un sédiment hétérogène par excellence : les sables vaseux. Le biotope d'élection de ce peuplement est représenté par les sables fins vaseux d'Aytré ; mais les autres prélèvements proviennent aussi bien de Rivedoux que de Fouras-Nord, Yves ou Châtelaillon. Cette disparité dans la composition du substratum et dans la provenance des échantillons n'entraîne donc pas une hétérogénéité du peuplement, bien au contraire. Remarquons également que, malgré leur forte teneur en pélites, ces sédiments renferment un peuplement qui ne s'apparente pas aux vases, mais aux sables. Ceci est peut-être en rapport avec l'assertion de Callame (1961*a*) selon laquelle « les sables vaseux ont les propriétés d'ensemble des sables et non des vases ». Les affinités particulières des prélèvements à l'intérieur de ce groupe sont précisées sur la figure 17.

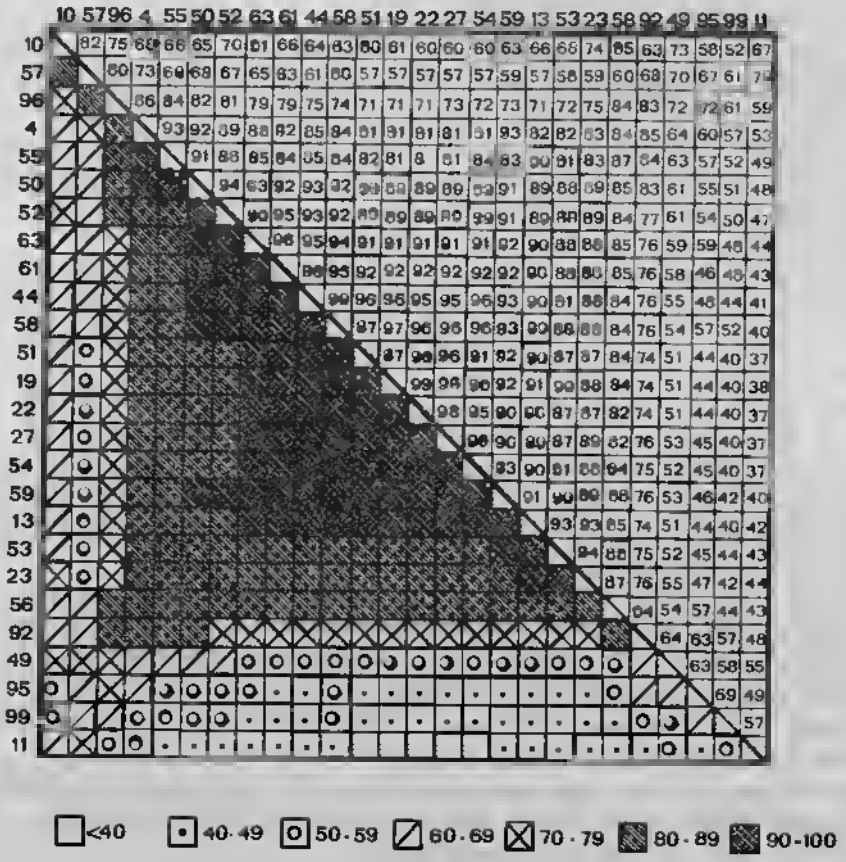


Figure 17. — Détail des sables vaseux.

Quatre prélèvements font la transition avec le groupe suivant : un de Châtelaillon (appartenant également aux sables vaseux), et trois de Rivedoux (près des parcs à huîtres). Leur pourcentage moyen de faune commune est assez élevé (40 %) et leur originalité repose vraisemblablement sur leur pauvreté en vase. Ils font d'ailleurs la transition avec un groupe qui en est presque totalement dépourvu.

Le groupe V, en effet, est constitué de 13 prélèvements de La Couarde, auxquels on peut ajouter 2 prélèvements de Rivedoux, bien que le n° 91 ne soit pas très typique. Ce groupe est donc très homogène, bien individualisé, avec un pourcentage moyen minimum de faune commune de 49 % entre deux prélèvements. Il représente le peuplement typique des sables propres de mode battu.

Le groupe VI, que j'appellerai peuplement des sables de haut niveau *, est composé de prélèvements effectués dans la partie supérieure des plages de Rivedoux, Aytré et Yves, depuis le niveau

* A ne pas confondre avec les « Sables Fins de Haut Niveau » de Picard (1965).

Source : MNHN, Paris

des B.M.M.E. jusqu'à la zone de résurgence et l'étage médiolittoral. Cette disparité, jointe à l'hétérogénéité du sédiment, explique peut-être le faible pourcentage moyen de faune commune entre deux prélèvements, qui n'est que de 36 %. Remarquons, d'ailleurs, que ce groupe présente de fortes affinités avec celui des sables vaseux. Ceci est particulièrement net pour les prélèvements provenant d'Aytré et Yves : la proximité du banc de « vase » d'Aytré et de la vasière d'Yves explique assez bien ces affinités.

Les sables présentent donc, eux aussi, trois peuplements. Mais, au contraire des vases, chacun de ces peuplements est bien individualisé et ne chevauche pas le suivant. Seul, un petit groupe de prélèvements de Rivedoux représente une continuité entre les sables vaseux et les sables propres.

Ainsi, l'étude quantitative a permis d'avoir une idée beaucoup plus précise de la distribution des peuplements sur le littoral charentais. Il apparaît donc que, dans une aire comme la zone intertidale d'une mer à marées de forte amplitude, l'étude qualitative ne peut suffire à mettre les peuplements en évidence. Il est préférable qu'elle soit complétée par une étude quantitative, les facteurs physico-chimiques conduisant, en général, à une certaine diversification des niches écologiques sur une même plage. De plus, à la suite de Thorson, Soyer (1971) a insisté sur le fait qu'une étude fondée sur l'analyse numérique du peuplement est particulièrement nécessaire lorsque les paramètres écologiques suivent une évolution progressive (teneur en pélites, salinité).

Comme plusieurs auteurs l'avaient déjà noté, il faut admettre que les Copépodes Harpacticoïdes sont, en général, d'excellents indicateurs écologiques. L'étude de leur distribution met en évidence des variations dans les paramètres qui peuvent ne pas être perçues lors d'une analyse sommaire du biotope. Cette constatation est à rapprocher de la conclusion faite par Thorson (1957) selon laquelle la faune nous fournit plus de renseignements sur la nature du fond que la plus fine analyse granulométrique ; ceci semble en tout cas très sensible au niveau de la méiofaune.

2) *Valeur bionomique de ces peuplements*

Étant donné que l'aire étudiée se trouve en zone intertidale, on peut se demander quelle est la signification réelle des différents groupes qui viennent d'être délimités, du point de vue écologique.

Comme le rappelle Soyer (1971), l'interprétation de ces groupes de prélèvements mis en évidence par la méthode quantitative est l'objet de nombreuses controverses. Soyer étudie les différentes acceptations des termes « communauté », « sous-communauté » et « faciès » par lesquels il désigne les peuplements qu'il met en évidence. De son côté, McIntyre (1969) affirme que la méiofaune peut rarement servir à définir une communauté. Dans son travail sur la méiofaune de Buzzards Bay, Wieser (1960) conclut que les « communautés » définies à partir de certains Nématodes peuvent aussi bien être considérées comme des « groupes écologiques » d'espèces dépendant de facteurs écologiques communs.

Pour ma part, je pense que l'on peut très bien assimiler à une **communauté** chacune des deux grandes entités de la zone intertidale de nos côtes : on aurait ainsi une « communauté des vases intertidales » et une « communauté des sables intertidaux ». L'unité de ces deux entités apparaîtra mieux lors de l'analyse des caractéristiques et de la structure des peuplements. Employé dans ce sens, le terme de communauté se rapproche de la définition de Soyer (1971).

A l'intérieur de ces deux communautés, les différents groupes écologiques délimités précédemment pourraient peut-être figurer des « sous-communautés », ou les « synusies » de certains écologistes terrestres. Mais, comme l'étude détaillée le montrera, il semble préférable de leur donner le nom de **faciès**, au sens de Prenant (1927), Pérès (1961, 1967) et Picard (1965), qui désignent sous ce terme une subdivision d'un peuplement caractérisée par l'exubérance d'une ou d'un petit nombre d'espèces sous l'effet de la prépondérance locale de certains facteurs écologiques, sans que la composition qualitative du peuplement soit profondément affectée.

Ces faciès pourront d'ailleurs revêtir différents **aspects** selon les époques de l'année.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 13. — Répartition des prélèvements dans les trois peuplements des vases.

	Localisation	Nbre	Abréviation	Désignation
Groupe I	Châtelaillon	7	V_I	Vases sableuses de mode semi-abrité
Groupe II	Châtelaillon	1	V_{II}	Vases de mode calme
	Aytré	2		
	L'Aiguillon	2		
	Fouras-Nord	2		
	Yves	5		
	Les Nauteries	5		
Groupe III	L'Aiguillon	2	V_{III}	Vases d'estuaires
	Les Nauteries	11		

TABLEAU 14. — Répartition des prélèvements dans les trois peuplements des sables.

	Localisation	Nbre	Abréviation	Désignation
Groupe IV	Yves	2	S_I	Sables vaseux de mode semi-abrité
	Châtelaillon	3		
	Fouras-Nord	3		
	Aytré	14		
	Rivedoux	2		
Groupe V	Rivedoux	2	S_{II}	Sables propres de mode battu
	La Couarde	13		
Groupe VI	Yves	1	S_{III}	Sables de haut niveau
	Rivedoux	3		
	Aytré	3		

B. — CARACTÉRISATION DES PEUPLEMENTS

L'analyse faunistique a permis la mise en évidence de peuplements écologiquement ou éthologiquement différents. A l'intérieur de chacun d'eux, une étude statistique va permettre de distinguer les formes dominantes, c'est-à-dire celles qui bénéficient du faisceau de paramètres écologiques les plus favorables à leur développement.

A la fin de cette étude statistique, on verra se dégager un lot d'espèces caractéristiques des vases littorales et un lot d'espèces caractéristiques des sables intertidaux. Ainsi se trouveront donc bien caractérisées les deux « communautés » définies *a priori* par le simple examen du diagramme-treillis.

Source : MNHN, Paris

Comme Soyer (1971), je distinguerai les caractéristiques externes du peuplement, essentiellement physico-chimiques et liées au milieu, des caractéristiques internes, d'ordre faunistique.

I. — Caractéristiques externes

Elles ont été précisées dans le chapitre consacré à l'étude du milieu. Ce sont, principalement :
— la configuration géographique des stations et son corollaire : l'hydrodynamisme ;
— la granulométrie du substrat et sa perméabilité ;
— la teneur en vase du sédiment ;
— la salinité et l'amplitude de ses variations ;
— la température et ses variations ;
— la teneur en oxygène, en matières organiques, le pH, etc...
L'essentiel de ces caractéristiques sera rappelé au cours de l'étude qui va suivre.

II. — Caractéristiques internes

Il est logique de les diviser, comme Soyer (1971), en trois groupes :

— celles qui concernent le peuplement dans son ensemble, ou caractéristiques **générales** ;
— celles qui permettent de préciser la place et l'importance des différentes espèces qui composent un peuplement, ou caractéristiques **analytiques** ;
— celles, enfin, qui permettent de comparer l'importance d'une espèce d'un peuplement par rapport aux autres peuplements étudiés, ou caractéristiques **synthétiques.**

1) *Les caractéristiques générales*

La plus importante est sans doute la **diversité spécifique.** Elle se mesure à l'aide d'indices, variables suivant les auteurs, sur lesquels Sanders (1968) a fait une excellente mise au point. Tout en montrant que la valeur de la plupart de ces indices dépend de l'importance de l'échantillonnage, l'auteur conclut à la supériorité de ceux qui sont fondés sur le nombre d'espèces et le nombre total d'individus. La diversité d'un peuplement traduit le principe biocénotique de Thienemann selon lequel, lorsque les conditions du milieu sont favorables, on trouve de nombreuses espèces représentées chacune par un petit nombre d'individus et, lorsque les conditions sont défavorables, on n'a plus qu'un petit nombre d'espèces représentées par un très grand nombre d'individus. C'est ce que Sanders (1968) exprime en disant que le nombre d'espèces diminue quand le « stress physiologique » augmente.

En outre, il est également intéressant de connaître l'**homogénéité quantitative** du peuplement.

a) *Indice de diversité*

Comme Soyer, j'ai utilisé l'indice de Fisher *et al.* (1943), qui lie le nombre d'espèces **S** au nombre d'individus **N** par la formule suivante :

$$S = a \log_e \left(1 + \frac{N}{a}\right)$$

Le résultat est d'autant plus proche de la réalité que le nombre d'individus considérés et plus grand. Étant donné le nombre important d'Harpacticoïdes déterminés et le degré de précision recherché, les valeurs de **a** peuvent être simplement déduites des abaques dressées par Fisher *et al.* (1943, p. 52), ce qui montre, une nouvelle fois, l'intérêt d'un échantillonnage suffisamment volumineux tel qu'il a été pratiqué pour cette étude.

L'indice de diversité a été évalué pour chacun des peuplements et, à l'intérieur de chacun d'eux, j'ai indiqué l'indice maximum et l'indice des prélèvements. Malgré l'imprécision dûe à la faiblesse de ce dernier, la comparaison de ces deux valeurs avec l'indice général donne une idée de l'**homogénéité**

Source : MNHN, Paris

qualitative du peuplement ; celle-ci est considérée comme bonne lorsque l'indice général est proche des indices extrêmes.

b) *Homogénéité quantitative*

A l'aide du diagramme-treillis, on peut calculer la valeur moyenne du pourcentage minimum de faune commune à deux échantillons d'un peuplement. Soit **x** le nombre d'échantillons ayant servi à définir le peuplement, le nombre **n** de pourcentages dont on doit faire la moyenne est donné par la formule :

$$n = \frac{x\ (x\text{-}1)}{2}$$

Cette valeur moyenne nous renseigne sur l'homogénéité quantitative du peuplement : elle sera d'autant plus élevée que les proportions des différentes espèces seront proches d'un échantillon à l'autre.

2) *Les caractéristiques analytiques*

Dans un peuplement, le rang et l'importance de chaque espèce peuvent être appréciés à l'aide d'un certains nombre de coefficients.

a) *La fréquence :*

Généralement, la fréquence est exprimée sous forme d'un coefficient correspondant au nombre de prélèvements **n** dans lesquels l'espèce a été récoltée (fréquence brute, ou « présence » de Bodin, 1970, 1972*a*, 1972*b*, et 1973) rapporté au nombre total de prélèvements **N** du peuplement considéré. Elle s'exprime sous forme de pourcentage par la formule :

$$F = \frac{n}{N} \times 100$$

Bien entendu, ce coefficient sera d'autant plus précis que le nombre de prélèvements effectués dans chaque biotope sera plus important. Soyer en déduit l'écbelle des valeurs suivante :

— espèces constantes : présentes dans au-moins 50 % des prises ;
— espèces communes : fréquence comprise entre 25 et 50 % ;
— espèces rares : fréquence inférieure à 25 %

Au vu de mes résultats, j'ai cru bon, pour ma part, de subdiviser le haut de cette échelle et de distinguer :

— les espèces **constantes** (C), présentes dans au-moins 75 % des prélèvements ; une espèce présente dans tous les échantillons d'un peuplement sera affectée du signe C.
— les espèces **très fréquentes** (FF), dont la fréquence est comprise entre 50 et 74 %.
— les espèces **fréquentes** (F), dont la fréquence est comprise entre 25 et 49 %.
— les espèces **rares** (R), dont la fréquence est inférieure à 25 %.

b) *L'abondance :*

Elle est égale au nombre d'individus de l'espèce considérée ; lorsqu'elle se rapporte à une surface ou à un volume déterminés, on parle de **densité.**

c) *La dominance* :

C'est l'une des caractéristiques les plus importantes dans une étude quantitative. Elle remplace généralement la notion d'abondance et correspond au rapport entre le nombre **n** d'individus de l'espèce considérée et le nombre total **N** d'individus de toutes les espèces. On l'exprime en pourcentage selon la formule suivante :

$$D = \frac{n}{N} \times 100$$

Source : MNHN, Paris

S'il s'agit d'un prélèvement, on parle de dominance **partielle** (D.p.) ; s'il s'agit d'un peuplement on parle de dominance **générale moyenne** (D.g.m.). Pour le calcul de certaines caractéristiques syntbétiques on utilise aussi la dominance **partielle moyenne** (D.p.m.), qui représente la dominance moyenne de l'espèce dans les seuls prélèvements où elle est représentée.

Comme Soyer, j'ai considéré comme faisant partie des **espèces dominantes** d'un peuplement toutes celles dont la dominance générale moyenne est supérieure ou égale à 1 % (tableau 15, v. p. 000). Le nombre de ces espèces dominantes étant souvent restreint dans mes listes, j'ai considéré comme **espèces principales** toutes celles dont la dominance moyenne générale est égale ou supérieure à 0,1 % ; j'ai considéré également comme espèces principales celles qui, malgré une D.g.m. inférieure à 0,1 %, ont une fréquence supérieure à 25 %, ainsi que la seule espèce « caractéristique » (*Microarthridion littorale*).

Le tableau 16 (v. p. 000) indique la répartition des espèces dominantes dans les six faciès définis plus haut. Sur les 104 espèces recensées, 24 sont dominantes dans au-moins un peuplement. Parmi elles, 16 ont eu au-moins une fois une dominance générale moyenne égale ou supérieure à 3 %, 12 supérieure ou égale à 10 % et 3 supérieure ou égale à 50 %.

Si l'on additionne le nombre d'espèces représentées dans cbacun des six peuplements, on obtient 271 signalisations. Sur ce nombre, 231 (soit 85 %) concernent des formes constituant moins de 1 % d'un peuplement quel qu'il soit.

Le tableau 17 indique le nombre d'espèces dominantes dans cbacun des six faciès et leur pourcentage par rapport au nombre total d'espèces du peuplement.

Tableau 17. — Nombre d'espèces dominantes selon les faciés.

V_I	V_{II}	V_{III}	S_I	S_{II}	S_{III}
10 (23 %)	10 (20 %)	7 (16 %)	4 (6 %)	2 (6 %)	11 (30 %)

La proportion d'espèces dominantes varie donc assez largement d'un peuplement à l'autre.

d) *L'indice biologique.*

L'indice biologique est calculé d'après le rang obtenu par cbaque espèce en fonction de sa dominance partielle dans le prélèvement. C'est-à-dire que, dans cbaque prélèvement, l'espèce qui a la plus forte dominance est affectée du coefficient 10, la seconde du coefficient 9, la troisième 8, etc... Pour chaque espèce, on fait ensuite la somme des coefficients obtenus sur l'ensemble du peuplement : le résultat est l'indice biologique général (I.b.) de l'espèce dans ce peuplement. Sanners (1960) utilise cette méthode pour distinguer les espèces de 1er ordre, de 2e ordre, etc..., selon les indices biologiques décroissants.

Cette méthode présente des inconvénients sérieux lorsque, comme c'est souvent le cas ici, les prélèvements ne comportent que deux ou trois espèces nettement prédominantes. Prenons l'exemple extrême du prélèvement nº 67 (La Couarde, 26/10/1965) ; sa composition était la suivante :

	Nbre	D.p.	I.b.
Canuella perplexa	720	54,5	10
Thompsonula hyaenae	598	45,3	9
Halectinosoma propinquum	1	0,1	8
Harpacticus gracilis	1	0,1	8
Total	1 320		

L'indice biologique de *H. propinquum* et *H. gracilis* se trouve anormalement « gonflé ». Il en résulte des différences notables avec le classement par la méthode de la dominance générale moyenne.

Aussi, en accord avec Soyer, je pense que la classification à l'aide des indices biologiques n'est pas bien adaptée à l'étude de la méiofaune, surtout en ce qui concerne la zone intertidale. Par contre,

Source : MNHN, Paris

lié à la fréquence, l'indice biologique peut servir à évaluer l'**homogénéité quantitative** d'un peuplement : le rapport entre le nombre d'espèces classées (à l'aide de cet indice) dans plus de 25 % des prélèvements et le nombre total d'espèces classées indiquera si les espèces ont régulièrement une forte dominance partielle dans le peuplement considéré. Il faut cependant se garder d'en tirer des conclusions trop hâtives, car cette régularité est très précaire, notamment en raison des variations de la dominance respective des espèces résultant, par exemple, du décalage saisonnier des cycles vitaux (Vittello, 1972).

3) *Les caractéristiques synthétiques*

Les espèces sélectionnées d'après leur indice biologique ou leur dominance générale moyenne ne sont pas obligatoirement les espèces les plus caractéristiques du peuplement. Cette qualité ne peut leur être conférée qu'après avoir déterminé leur importance par rapport à l'ensemble des faciès reconnus.

Les coefficients qui permettent une comparaison objective des peuplements sont fondés sur la fréquence et la dominance **partielle moyenne** définies plus haut ; ils ont été calculés sur les six peuplements individualisés par la méthode quantitative.

a) *Coefficient de présence* *.

Ce coefficient, défini par Glemarec (1964) et employé par Soyer (1971), permet de comparer les fréquences d'une espèce dans tous les faciès qu'elle est susceptible d'habiter, c'est-à-dire d'évaluer dans quelle mesure elle est inféodée à un peuplement particulier.

Pour une espèce donnée, le coefficient de présence P_1 dans le peuplement 1 est égal au rapport de sa fréquence F_1 dans ce peuplement à la somme des fréquences de cette même espèce dans les divers peuplements **où elle est représentée**. Ce coefficient s'exprime sous forme de pourcentage par la formule :

$$P_1 = \frac{F_1}{F_1 + F_2 + F_3 + \ldots + F_n} \times 100$$

On peut ainsi comparer, d'une part, les coefficients de présence d'une espèce quelconque dans différents faciés (lecture horizontale du tableau 18, v. p. 000) (leur somme est égale à 100), d'autre part, les coefficients de présence de diverses espèces d'un même faciès (lecture verticale du tableau 18).

b) *Coefficient de présence-dominance.*

Afin de montrer quelle est l'importance réelle de chaque espèce dans chaque faciés et de mettre en évidence la richesse plus ou moins grande des faciès en individus, Glemarec (1964) utilise le produit « coefficient de présence × dominance partielle moyenne » (P × Dpm). Les résultats (tableau 19, v. p. 100) sont comparables, d'après Soyer, à ceux obtenus par Curtis et McIntosh par le calcul de l' « importance value » ou « C.F.D. index » (= dominance + fréquence + densité), compris entre 0 et 300.

c) *Coefficient de fidélité.*

Soyer (1971) définit un coefficient de fidélité un peu différent de celui défini par Prenant (1927, 1934) et employé par Glemarec (1964). Ces derniers se servaient uniquement du coefficient de présence pour établir une échelle de fidélité, alors que Soyer utilise le coefficient de présence-dominance et l'exprime sous forme de pourcentage en le relativant à l'ensemble des faciès par la formule :

$$\text{Fid.} = \frac{P_1 \times \text{Dpm}_1}{(P_1 \times \text{Dpm}_1) + (P_2 \times \text{Dpm}_2) + \ldots + (P_n \times \text{Dpm}_n)} \times 100$$

Ce coefficient donne, effectivement, une meilleure idée du degré d'appartenance et de fidélité d'une espèce à un faciès (tableau 20, v. p. 000).

* Ce coefficient est différent de l'indice de présence que j'avais employé précédemment (Bodin, 1970, 1972*a*, 1972*b* et 1973) qui correspondait à la fréquence brute.

Source : MNHN, Paris

Comme Soyer, d'après la valeur de ce coefficient, j'ai distingué :

— les espèces **caractéristiques**, dont le coefficient de fidélité est égal à 100, c'est-à-dire qui ne sont présentes que dans un peuplement ;
— les espèces **électives**, dont le coefficient de fidélité est compris en 80 et 99 ;
— les espèces **préférantes**, dont le coefficient de fidélité est compris entre 50 et 79 ;
— les espèces **accompagnatrices**, dont le coefficient de fidélité est inférieur à 50.

Les espèces accompagnatrices d'un peuplement peuvent naturellement être électives ou préférantes dans d'autres peuplements.

Cette classification peut présenter des anomalies. Ainsi, la seule espèce qui soit « caractéristique » (sur les 53 formes étudiées) n'est effectivement présente que dans un peuplement (V_{III}). Mais elle n'a été trouvée que dans un ou deux prélèvements et ne peut servir à caractériser réellement tout le peuplement.

d) *Coefficient de corrélation qualitative.*

J'ajouterai ce coefficient à ceux utilisés par Soyer pour indiquer le pourcentage d'espèces communes à deux peuplements par rapport au nombre total de formes différentes rencontrées dans ces deux peuplements (tableau 21, v. p. 000).

Soit :

a le nombre d'espèces du premier peuplement ;
b le nombre d'espèces du second peuplement ;
c le nombre de formes différentes dans les deux peuplements ;

le pourcentage d'espèces communes aux deux peuplements (ou coefficient de corrélation qualitative) est donné par la formule :

$$x = \frac{[a - (c-b)]}{c} \times 100$$

On peut intervertir **a** et **b**, le résultat est le même. Deux peuplements qualitativement identiques auront un coefficient de corrélation qualitative égal à 100.

Tous ces coefficients ont été calculés pour les 53 espèces « principales » des six faciès étudiés, classées dans l'ordre systématique habituel (tableaux 15 et 18 à 21).

De plus, pour chacun des six faciés, un tableau indique la liste des espèces principales classées par dominances décroissantes (pour les espèces dominantes). Pour chaque espèce, sont indiqués, dans l'ordre :

— la dominance générale moyenne (Dgm),
— la dominance cumulée (pour les espèces dominantes),
— la fréquence (F %) et la classification correspondante (C = constante, FF = très fréquente, F = fréquente, R = rare),
— l'indice biologique (Ib) et le classement correspondant (Cst),
— le nombre de prélèvements dans lesquels l'espèce est classée dans les dix premières (F/10),
— la dominance partielle moyenne (Dpm),
— le coefficient de présence (P),
— le coefficient de présence-dominance (P × Dpm),
— le coefficient de fidélité (Fid) et l'appréciation correspondante (cara. = caractéristique, élec. = élective, préf. = préférante, acc. = accompagnatrice).

Les espèces électives ou préférantes seront en caractères gras, et l'appréciation « acc. » sera soulignée lorsque l'accompagnatrice en question aura son coefficient de fidélité maximum dans le peuplement considéré.

Source : MNHN, Paris

C. — STRUCTURE DES PEUPLEMENTS

Pour étudier la composition des peuplements, Soyer (1971) regroupe les espèces en fonction de leurs préférences écologiques, puis de leur éthologie.

1) *Classification écologique*

a) *Classification sédimentologique*

En comparant mes résultats à ceux de Soyer, je distinguerai, en modifiant quelque peu les pourcentages de pélites :

— les espèces **limicoles strictes** qui obtiennent leur dominance maximale et leur plus fort coefficient de fidélité dans les sédiments dont le taux de pélites est égal ou supérieur à 80 % et dont la médiane est inférieure à 50 microns. C'est le cas des faciès vaseux V_{II} et V_{III}.

— les espèces **limicoles tolérantes**, qui sont dominantes dans les sédiments dont la fraction pélitique est comprise entre 40 et 80 %, comme c'est le cas dans les vases sableuses de Châtelaillon.

— les espèces **sabulicoles strictes**, qui obtiennent leur dominance maximale et leur plus fort coefficient de fidélité sur les substrats dont la médiane se situe généralement entre 100 et 200 microns, et dont la teneur en vase ne dépasse pas 10 %, comme dans les sables propres de La Couarde (S_{II}).

— les espèces **sabulicoles tolérantes**, qui sont dominantes sur les substrats dont la teneur en pélites peut être comprise entre 10 et 50 %, comme dans les sables vaseux d'Aytré (S_I).

— enfin, Soyer appelle « minuticoles », ou « à large répartition écologique », les formes dont les préférences écologiques sont mal établies. Elles sont en général très tolérantes, ou bien elles sont épibenthiques et relativement indépendantes de la nature du substrat. Personnellement, je les qualifierai d'**eurytopes**.

— il faut signaler, d'autre part, les formes phytophiles, planctoniques ou dulçaquicoles, qui sont assez rares dans les faciès étudiés ici.

Cette classification ne convient d'ailleurs pas toujours aux faciès rencontrés sur le littoral charentais, malgré les réajustements des pourcentages de vase par rapport à ceux proposés par Soyer. Cette région exigerait en fait une étude sédimentologique beaucoup plus poussée pour permettre d'attribuer, avec plus de certitude, à l'un ou à l'autre groupe les différentes formes rencontrées. De plus, l'incertitude est totale pour les espèces nouvelles trouvées en quantités trop faibles.

b) *Classification halinométrique*

Il convient, en ce qui concerne le présent travail, d'établir également une classification en fonction de l'amplitude des variations de la salinité.

Les systèmes sont nombreux. Certains auteurs tels que Lang (1948), Noodt (1957), Kunz (1971), Scheibel (1973) ont conservé la terminologie de Redeke et Välikangas (1933) selon laquelle une espèce peut être, suivant les salinités :

oligohaline	: 0,5 — 3 ‰		
méiomésohaline	: 3 — 8 ‰		
pléiomésohaline	: 8 — 16,5 ‰	euryhaline	eaux saumâtres
polybaline	: 16,5 — 30 ‰		
euhaline (marine)	: > 30 ‰		

les espèces boleuryhalines vivant aussi bien en eau douce qu'en eau de mer.

D'après cette classification, les stations du littoral charentais sont, en général, marines-polyhalines. On ne se trouve que très exceptionnellement en milieu typiquement saumâtre.

Source : MNHN, Paris

D'autres auteurs, comme Husmann (1967), Raibaut (1967) et Muus (1967), ont adopté le système proposé au Symposium de Venise (1958) selon lequel une espèce peut être :

	hyperhaline	: > 40 ‰
	euhaline	: 40 à 30 ‰
mixohaline	mixo-polyhaline	: 30 à 18 ‰
	mixo-mésohaline	: 18 à 5 ‰
	mixo-oligobaline	: 5 à 0,5 ‰
	limnique	: < 0,5 ‰

Muus a d'ailleurs élaboré, à partir de ce système, une terminologie plus générale :

— l'eau saumâtre, ou eau de mer diluée, est appelée « eau mixohaline » ;
— la zone poikilohaline est celle où l'on observe des variations de salinité ;
— l' « homoiohaline milieu » est la zone où la salinité est constante ;
— la zone mésohaline, où la salinité varie de 5 ± à 18 ± ‰, se subdivise en :
α — mésohaline : 10 ± à 18 ± ‰,
β — mésohaline : 5 ± à 10 ± ‰.

Ce terme de « mésohaline » ne couvre donc pas exactement les mêmes salinités que le « mésohaline » de Redeke et Välikangas (3 à 16,5 ‰).

Den Hartog (1964), quant à lui, tente de donner une signification plus « biologique » au système de Venise. Il distingue plusieurs types d'eaux saumâtres selon les salinités et les variations de celles-ci : les « mers saumâtres » (Mer Noire, Baltique, les embouchures de rivières dans les mers à marées, les estuaires, les « Schokbiotope », où les variations de salinité sont brutales, la zone intertidale, les eaux souterraines continentales, etc...

Enfin, Kinne (1971) résume en un tableau sa conception de la subdivision des zones d'estuaires et les relations des organismes avec la salinité :

Zone	Salinité (‰)	Organismes			
rivière	< 0,5				
estuaire supr	0,5 à 5				euryhalins (endémiques des estuaires)
estuaire intr	5 à 8				
estuaire moyen	8 à 18			marins	
has estuaire	18 à 30		marins		
mer	30 à 40	marins	polyhalins	euryhalins	
		orthosténohalins			

euryhalinité croissante →

Sont holeuryhalins les organismes qui vivent aussi bien en eau douce qu'en eau de mer.

D'après cette classification, qui me paraît bien adaptée à nos régions, les principales espèces d'Harpacticoïdes qui vivent dans les stations étudiées ici seraient soit franchement marines, soit marines-polyhalines, soit franchement euryhalines, quelques espèces pouvant être classées holeuryhalines.

Nous verrons ce qu'il en est en détail dans chaque faciès d'après les indications de Lang (1948), Noodt (1957), Dussart (1967), Kunz (1971) et mes propres observations.

Il n'est évidemment pas question, dans une zone intertidale, de distinguer, comme l'a fait Soyer, des espèces eurybathes, côtières ou profondes. Tout au plus peut-on y reconnaître des formes de haut niveau et des formes de niveau moyen ou de bas de plage. Un étagement plus poussé demanderait une étude plus détaillée de chaque station.

2) *Classification éthologique*

A la suite de Remane (1951), Soyer (1971) distingue :
— les Harpacticoïdes **psammophiles** et, parmi eux :

Source : MNHN, Paris

— les **épipsammiques**, assez indépendants de la nature du substrat ;
— les **mésopsammiques**, dont la forme et la taille leur permettent de se glisser dans les interstices ;
— les **endopsammiques**, qui s'enfoncent dans le sable, soit en déplaçant les grains, soit en ne déplaçant que les particules les plus fines et en profitant au mieux des espaces libres.
— les Harpacticoïdes **limicoles** (ou vasicoles), subdivisés en **épipéliques** et **endopéliques**.

Nos connaissances dans ce domaine sont encore insuffisantes, et l'appartenance d'une espèce à tel ou tel groupe éthologique est parfois assez délicate à établir. Les épipéliques et les endopéliques, en particulier, sont difficiles à distinguer. Comme tous mes prélèvements ont été faits à marée basse, il est du moins certain que toutes les espèces récoltées peuvent, au-moins provisoirement, s'enfouir dans le sédiment. Cependant, il ne faut pas oublier que le substratum, surtout quand il est vaseux, est la plupart du temps recouvert d'une mince couche d'eau qui peut suffire aux formes non-fouisseuses à se maintenir durant la période d'émersion. Seules les, espèces mésopsammiques sont très caractéristiques par leur forme et par leur taille.

Ces critères, ajoutés aux indications de la littérature et à la localisation des espéces dans les différents types de substrats, me serviront à indiquer la composition générale des peuplements. Bien que ces classifications renferment une part d'arbitraire, j'essaierai de dégager les principaux contingents écologiques et éthologiques d'espèces représentés dans les différents faciès.

Source : MNHN, Paris

Chapitre IV

LES PEUPLEMENTS DE COPÉPODES HARPACTICOIDES ÉTUDE FAUNISTIQUE

Cette étude portera sur chacun des six faciès définis par la méthode quantitative. De plus, la composition faunistique des deux grands ensembles, ou communautés, des vases et des sables intertidaux sera précisée après l'analyse des trois faciès qui composent chacun d'eux.

A toutes fins utiles, je suivrai d'aussi près que possible le plan d'étude de Soyer (1971).

A. — COMMUNAUTÉ DES VASES INTERTIDALES

I. — Faciès des vases sableuses de mode semi-abrité à *Enhydrosoma propinquum*, *Halectinosoma cooperatum* et *Cletodes smirnovi*.

Nous avons vu que ce faciès avait été rencontré uniquement à Châtelaillon, dans le banc de vase qui borde la plage de sable fin vaseux au nord. Dans cette vase, la proportion de sable (médiane d'environ 80 μ) est très variable, mais peut atteindre 30 à 50 %.

7 prélèvement seulement constituent ce faciès assez particulier (n° 2-3-5-6-7-8-9).

1) *Composition faunistique*

Comme je l'ai expliqué dans le chapitre consacré à la méthodologie, les Copépodes triés n'ont pas tous été déterminés un par un. Seuls les Harpacticoïdes déterminés ont servi au calcul des différents pourcentages, la totalité des Harpacticoïdes triés étant utilisée pour les calculs quantitatifs et l'estimation de l'indice de diversité.

a) *Généralités*

Dans les vases sableuses, 7 245 Copépodes Harpacticoïdes ont été récoltés. dont 6 278 ont été déterminés. Ils appartiennent à 43 espèces différentes, ce qui correspond à un indice de diversité de 6,2 pour l'ensemble du peuplement. 12 familles sont représentées, les 7 plus importantes constituant 98,6 % du peuplement.

Les **Cletodidae**, aveo 12 espèces, soit 27,9 % du nombre total, constituent la famille dominante : 55,9 % du peuplement. Parmi eux, *Enhydrosoma propinquum* représente, à elle seule, 39,2 % de la population. Avec *Cletodes smirnovi* (13,5 %), elle constitue 52,8 % du peuplement.

Les **Ectinosomidae**, avec 9 espèces, soit 20,9 % du nombre total, sont également bien représentés. L'un d'entre eux, *Halectinosoma cooperatum*, constitue à lui seul 26,8 % de la population harpacticoïdienne. *Pseudobradya similis* (1,5 %), *Halectinosoma propinquum* (1,2 %) et *H. distinctum* (0,9 %) sont également à signaler.

Source : MNHN, Paris

Tableau 22. — Principales familles du faciès des vases sableuses.

	D globale	Nbre sp.	% sp.
Longipediidae	1,7	2	4,6
Canuellidae	1,0	1	2,3
Ectinosomidae	31,3	9	20,9
Tachidiidae	5,4	4	9,3
Diosaccidae	1,4	6	13,9
Cletodidae	55,9	12	27,9
Laophontidae	1,8	3	7,0
	98,5	37	86,0

E. propinquum, *C. smirnovi* et *H. cooperatum* représentent, à eux trois, 79,5 % de la population totale.

Les **Tachidiidae** (4 espèces) ne représentent déjà plus que 5,4 % du peuplement, presqu'uniquement grâce à *Microarthridion fallax* (5,3 %).

Les **Diosaccidae**, bien que représentés par 6 espèces (13,9 % du nombre total), n'ont qu'une faible dominance globale : 1,4 %.

Les **Laophontidae** (3 espèces, 1,8 % du peuplement), les **Longipediidae** (2 espèces, 1,7 % du peuplement) et les **Canuellidae** (1 espèce, 1,0 % du peuplement) se partagent l'essentiel du reste de la faune.

Nous sommes donc bien dans un milieu vaso-sableux où les Cletodidae dominent largement.

b) *Espèces dominantes*

10 espèces, soit 23,3 % du nombre total, ont une dominance générale moyenne égale ou supérieure à 1 % (tableau 23). Pour 4 d'entre elles, cette dominance dépasse 3 % ; elle dépasse 10 % pour les trois espèces qui donnent leur nom au faciès.

Ces dix espèces constituent 93,0 % du peuplement. Aucune d'entre elles ne peut être considérée comme caractéristique, mais 6 sont électives : *Longipedia rosea*, *Halectinosoma cooperatum*, *Pseudobradya similis*, *Cletodes smirnovi*, *Enhydrosoma propinquum* et *Heteropsyllus major*. 1 est préférante : *Halectinosoma propinquum*. Quant aux trois accompagnatrices, *Canuella perplexa*, *Microarthridion fallax* et *Asellopsis intermedia*, bien qu'elles soient constantes, aucune n'obtient son coefficient de fidélité maximum dans ce faciès. Nous verrons que *C. perplexa* est élective des sables propres, tandis que *M. fallax* est préférante des vases de mode calme et que *A. intermedia* est préférante des sables vaseux. Excepté *L. rosea*, qui est seulement fréquente, toutes les espèces dominantes sont constantes, 5 d'entre elles ayant même été rencontrées dans les sept prélèvements.

La disparité des préférences écologiques des espèces dominantes est une indication du fait que cette vase de Châtellailon est située à proximité de la plage sableuse. On se trouve ainsi dans une zone de mélange, aussi bien du point de vue faunistique que sédimentologique.

c) *Espèces non-dominantes*

J'ai retenu, comme espèces non-dominantes (tableau 23, v. p. 000)), les espèces dont la dominance générale moyenne est supérieure ou égale à 0,1 %. Dans les vases sableuses, il y en a 17, soit 39,5 % du nombre total. Parmi elles, 16 ont une fréquence * supérieure à 25 % et 10 ont été rencontrées dans plus de 50 % des échantillons (en caractères gras) : *Longipedia weberi*, **Ectinosoma normani, Halectinosoma distinctum, H. herdmani, Pseudobradya beduina,** *Euterpina acutifrons*, *Harpacticus flexus*, *Tachidiella minuta*, **Stenhelia** (St.) **aemula, St.** (D.) **palustris bispinosa, Halosehizopera junodi,** *Ameira scotti*, *Cletodes limicola*, *C. tenuipes*, *Enhydrosoma curvirostre*, **E. sarsi, E. caeni.** 6 d'entre elles sont constantes, 4 sont très fréquentes et 6 sont fréquentes. Une seule est rare (*Euterpina acutifrons*).

* Il faut rappeler que, pour ce peuplement, les fréquences ne sont calculées que sur 7 prélèvements.

Source : MNHN, Paris

E. normani, H. distinctum, T. minuta, St. (St.) aemula, H. junodi, C. limicola, C. tenuipes, E. curvirostre, E. sarsi et *E. caeni* doivent être considérées comme électives. Notons que *E. curvirostre* est préférante de la sous-communauté des sédiments détritiques envasés et que *St. (St.) aemula* est élective du faciès des sables vaseux côtiers, peuplements définis par Soyer (1971) dans sa grande communauté des substrats envasés.

Les autres espèces non-dominantes sont accompagnatrices : *Longipedia weberi* et *Pseudobradya beduina* sont préférantes dans le faciès des sables propres, où *Euterpina acutifrons* est élective. *Halectinosoma herdmani* (bien que constante ici) est préférante des sables vaseux, où *Harpacticus flexue* est élective. Enfin, *Stenhelia (D.) palustris bispinosa* est préférante des vases d'estuaires, où *Ameira scotti* a sa plus forte dominance.

Ces 27 formes appartiennent au groupe de ce que j'appelle les espèces principales et constituent la base faunistique du faciès des vases sableuses.

2) *Structure du peuplement*

L'examen de la liste des espèces montre l'existence de deux stocks principaux, à peu près équivalents quant au nombre de formes et à la dominance générale globale (tableau 24).

Tableau 24. — Structure du peuplement des vases sableuses.

	Nbre sp.	% sp.	Dgm	Total
Planctoniques	2	4,6	1,7	
Phytophile	1	2,3	+	1,8
Eutytopes	2	4,6	0,1	
Psammophiles :				
— épipsammiques	12	27,9	4,1	
— mésopsammiques	2	4,6	0,7	47,2
— endopsammiques	8	18,6	42,4	
Limicoles :				
— épipéliques	7	16,3	20,8	50,5
— endopéliques	9	20,9	29,7	

Deux espèces peuvent être considérées comme **planctoniques** : *Longipedia rosea* et *Euterpina acutifrons*. La première, bien que fréquente et élective, est sans doute accidentelle dans ces sédiments ; mais la seconde a été rencontrée à peu près dans tous les faciès étudiés, sauf dans les sables de haut niveau. Elles ne représentent, à elles deux, que 1,7 % du peuplement.

Paratholestris clausi est la seule espèce qui puisse être qualifiée de **phytophile** ; sa dominance est d'ailleurs négligeable.

Deux formes sont **eurytopes** : *Ameira scotti* et *Mesochra pygmaea*. Seule, *A. scotti* a été fréquente dans ce faciès.

22 espèces (51,2 % du nombre total) représentent le stock des Harpacticoïdes **psammophiles**, avec une dominance globale de 47,2 %. Trois contingents sont à distinguer.

— Les **épipsammiques** : 12 espèces, soit plus de la moitié des psammophiles et 27,9 % du nombre total, sont à rattacher à ce groupe : *Ectinosoma normani, E. dentatum, Halectinosoma propinquum, H. herdmani, Halectinosoma sp. 1, Pseudobradya similis, Ps. beduina, Harpacticus flexue, Stenhelia (St.) aemula, St. (D.) giesbrechti, Amphiascoides subdebilis* et *Sarsameira parva*. Elles ne représentent cependant ensemble que 4,1 % du peuplement. Les Ectinosomidae, avec 7 représentants, y sont les plus nombreux. Comme Soyer, je pense en effet que beaucoup de membres de cette famille ne sont pas endopsammiques ou phytophiles comme le voudrait la littérature.

— Les **mésopsammiques** : comme il fallait s'y attendre dans ce faciès très envasé, ce contingent est réduit à deux espèces : *Haloschizopera junodi* et *Tryphoema bocqueti*. Seule, *H. junodi* présente quelqu'importance dans ce peuplement, puisqu'elle y est élective.

— Les **endopsammiques** : ce groupe est représenté par 8 espèces, soit 18,6 % du nombre total : *Longipedia weberi, Canuella perplexa, Thompsonula hyaenae, Cletodes tenuipes, Enhydrosoma propinquum, E. curvi-*

Source : MNHN, Paris

rostre, *Paronychocamptus curticaudatus* et *Asellopsis intermedia*. Ce contingent représente 42,4 % du peuplement, dont 39,2 % reviennent à la seule *E. propinquum*. L'écologie de cette espéce est d'ailleurs fort controversée : comme Soyer, beaucoup d'auteurs la signalent dans les sables fins très vaseux ; d'autres la disent préférante des vases. Son abondance dans le faciés étudié ici me la fait considérer comme liée aux sédiments fins vaso-sableux. Aussi vaudrait-il peut-être mieux la qualifier de « minuticole » ?

Les **limicoles** ne comprennent que 16 espèces (37,2 % du nombre total), mais représentent 50,5 % du peuplement. On peut y distinguer deux contingents.

— Les **épipéliques** : Avec 7 espèces (16,3 % du nombre total), elles ont une dominance globale de 20,8 %. Ce sont *Halectinosoma distinctum*, *Microarthridion fallax*, *M. perkinsi*, *Tachidiella minuta*, *Stenhelia (D.) palustris bispinosa*, *Typhlamphiascus confusus* et *Cletodes smirnovi*.

La plus importante d'entre elles se trouve encore parmi les Cletodidae : *C. smirnovi* représente en effet 13,5 % du peuplement. Dans ce sédiment, sans doute trop sableaux pour elle, *M. fallax* présente une dominance de 5,3 %. *H. distinctum* et *T. minuta* sont électives, mais avec des dominances très faibles (respectivement 0,9 % et 0,7 %).

— Les **endopéliques** : on peut rattacher 9 espéces à ce groupe, soit 20,9 % du nombre total. Ces 9 espéces représentent 29,7 % du peuplement et sont constituées par : *Halectinosoma cooperatum*, *Cletodes limicola*, *Enhydrosoma sarsi*, *E. longifurcatum*, *E. caeni*, *Nannopus palustris*, *Heteropsyllus major*, *Stylicletodes longicaudatus* et *Laophonte longicaudata*. Avec 7 espèces, les Cletodidae y sont naturellement les mieux représentés, mais avec des dominances très faibles. J'ai inclu dans ce contingent *H. cooperatum* : elle est élective et représente, à elle seule, 26,8 % du peuplement. D'ailleurs, Soyer la considére comme « minuticole ».

Du point de vue de l'euryhalinité des espèces dominantes, la classification de Kinne permet de faire les distinctions suivantes : *L. rosea* et *H. distinctum* peuvent être considérées comme **marines orthosténohalines**. *C. perplexa* est suffisamment tolérante pour être qualifiée d'**holeuryhaline**. *H. propinquum* et *E. propinquum* sont classées parmi les espéces **marines euryhalines**. Les autres, c'est-à-dire *L. weberi*, *Ps. similis*, *M. fallax*, *H. major* et *A. intermedia* sont en général considérées comme **marines polyhalines**. C'est également à ce groupe que je rattacherai *H. cooperatum* et *C. smirnovi*.

En général, à part deux ou trois espèces, toute la population de ce faciès est euryhaline, mais on ne trouve presque pas d'endémiques des estuaires.

3) *Hétérogénéité du peuplement*

Malgré quelques différences de composition entre les échantillons dûes principalement aux variations saisonniéres et à la configuration des lieux, ce peuplement est l'un des plus homogènes que j'ai prospectés. Il est vrai qu'il n'est représenté que par sept prélévements provenant tous de la même station, mais ceux-ci ont été effectués sur une période allant de novembre 1965 à janvier 1969.

a) *Variations qualitatives*

Les indices de diversité maximum (5,3) et minimum (2,9) ne s'écartent pas trop de l'indice général du peuplement (6,2). La compositior spécifique, si elle est peu variée, n'est donc pas trés différente d'un écbantillon à l'autre. Le nombre d'espéces par prélèvement varie de 14 à 28.

Ceci est confirmé par le fait que 26 formes, soit 60,5 % du nombre total, sont présentes dans plus de 25 % des prélévements. 44,2 % ont même une fréquence supérieure à 50 % et 34,9 %, ont été rencontrées dans plus de 75 % des échantillons. Une seule espèce principale est rare (*E. acutifrons*).

De nombreuses formes semblent donc se satisfaire de ce biotope hétérogène du point de vue sédimentologique.

b) *Variations quantitatives*

Nous avons vu, d'après le diagramme-treillis, que le pourcentage minimum moyen de faune commune à deux échantillons était de 49 %. Ce coefficient, moyen par rapport aux autres faciés, laisse tout-de-même supposer une bonne homogénéité quantitative pour l'ensemble du peuplement. Cette opinion est d'ailleurs confirmée par l'examen du nombre d'espèces classées selon l'indice biologique de Sansers : 20 espèces, soit 47 % du nombre total, ont été classées au-moins une fois dans les dix pre-

Source : MNHN, Paris

mières grâce à leur dominance partielle. 16 d'entre elles, soit 80 % (ou 37,2 % du nombre total) sont ainsi classées dans plus de 25 % des prélèvements, et 9 le sont dans plus de 50 % des cas. Ces pourcentages élevés indiquent que les espèces ont régulièrement une dominance partielle élevée, malgré la durée de la période de prélèvement.

Le faciès des vases sableuses semble donc bien caractérisé et très stable, qualitativement et quantitativement.

c) *Variations saisonnières*

D'un simple point de vue numérique, l'échantillon le plus pauvre se situe en janvier 1969 (278 individus), alors que ceux de septembre et novembre sont les plus riches (entre 1 500 et 2 000 individus). Cela fait une moyenne de 1 035 individus par prélèvement de 500 cm^3 (ou pour une surface de 100 cm^2) (voir tableau 25, v. p. 000).

D'autre part, j'ai réuni dans le tableau 26 les espèces dominantes les plus intéressantes, de façon à étudier les fluctuations de leur dominance partielle au cours des différentes époques de l'année et à mettre en évidence les différents aspects du peuplement dans le temps.

Tableau 26. — Dominances partielles de quelques espèces.

	mai	juillet		sept.	novembre		janv.
	1968	1966	1968	1968	1965	1968	1969
E. propinquum	22,3	76,9	34,3	49,6	78,3	19,3	49,6
H. cooperatum	8,2	3,1	2,9	22,5	9,3	59,4	4,7
C. smirnovi	5,5	4,4	37,0	14,3	4,3	8,0	6,5
M. fallax	39,8	0,8	1,3	3,5	2,5	1,4	5,4
A. intermedia	2,5	—	1,3	0,9	1,2	0,3	20,5
H. propinquum	0,2	0,5	0,4	1,0	—	2,5	0,7
Ps. similis	—	2,5	1,5	1,5	0,4	2,0	0,7
H. major	1,9	1,7	1,1	1,8	—	0,8	1,8

Nous pouvons constater que, si, qualitativement, ce stock d'espèces dominantes ne varie guère, la composition quantitative de chaque échantillon peut varier dans le temps, du moins pour les espèces qui ont donné leur nom au faciès. *Enhydrosoma propinquum*, en particulier, présentait une dominance relativement faible en mai et en novembre 1968. En mai, elle était supplantée par *Microarthridion fallax*, tandis qu'en novembre, c'est *Halectinosoma cooperatum* qui dominait le peuplement.

Il est également évident que la composition quantitative n'est pas reproductible d'une année sur l'autre : *E. propiquum* constituait, à elle seule, 78,3 % du peuplement en novembre 1965, alors qu'en novembre 1968 sa dominance partielle était tombée à 19,3 %. Ni le pourcentage moyen de faune commune à deux échantillons, ni l'examen des indices biologiques ne laissaient prévoir de telles fluctuations.

Ces variations doivent d'ailleurs être interprétées avec beaucoup de précautions car, en fait, chaque espèce a un cycle de reproduction qui lui est propre et qui est soumis à l'influence de nombreux paramètres, en particulier la température. La composition d'un peuplement peut donc prendre différents aspects selon l'époque de l'année et selon le stade du cycle de reproduction où se trouvent les espèces dominantes. Or, rares sont les espèces pour lesquelles ce cycle est connu. De plus, les facteurs écologiques locaux peuvent également entraîner des variations rapides, surtout dans la zone intertidale. C'est pourquoi il me semble que, seule, une prospection étalée sur une longue période, avec des prélèvements aussi fréquents que possible, peut donner une image suffisamment fidèle du peuplement étudié et permettre d'en saisir la dynamique.

Source : MNHN, Paris

4) *Peuplements affines*

Le fait que deux des espèces caractéristiques (au sens large) soient nouvelles rend toute comparaison bien aléatoire. Cependant, Por (1964*a*) signale un sable vaseux eulitorral, à Cesarea (Israël), qui « semble être le biotope préféré de *E. propinquum* ». En tenant compte des vicariantes, nos faciès présente également quelques affinités qualitatives avec les « Sandschlickiges Watt » de Noont (1957) et avec les « sables très fins vaseux » de Beaumaris (Grande Bretagne, North Wales) décrits par Gendes (1972). Rappelons enfin que Monard avait trouvé *E. propinquum* « en nombre surprenant » dans la vase de Salammbô.

5) *Conclusions*

Le faciès vaso-sableux correspond donc à un aspect particulier des sédiments envasés du littoral charentais, où la vase est suffisamment prédominante pour garder ses propriétés d'ensemble, mais où la proportion de sable fin provenant de la plage mitoyenne reste assez importante pour permettre aux espèces sabulicoles de se maintenir. Il est d'ailleurs significatif que la plupart des espèces principales soient des formes vasicoles tolérantes ou psammiques tolérantes.

Ce faciès est caractérisé par une dizaine d'espèces, parmi lesquelles *Enhydrosoma propinquum*, *Halectinosoma cooperatum* et *Cletodes smirnovi* sont largement dominantes. Les contingents psammophiles et limicoles se partagent à peu près également la population harpacticoïdienne. L'étude des variations qualitatives et quantitatives montre que ce faciès, par ailleurs bien caractérisé, peut présenter certains aspects apériodiques ou saisonniers.

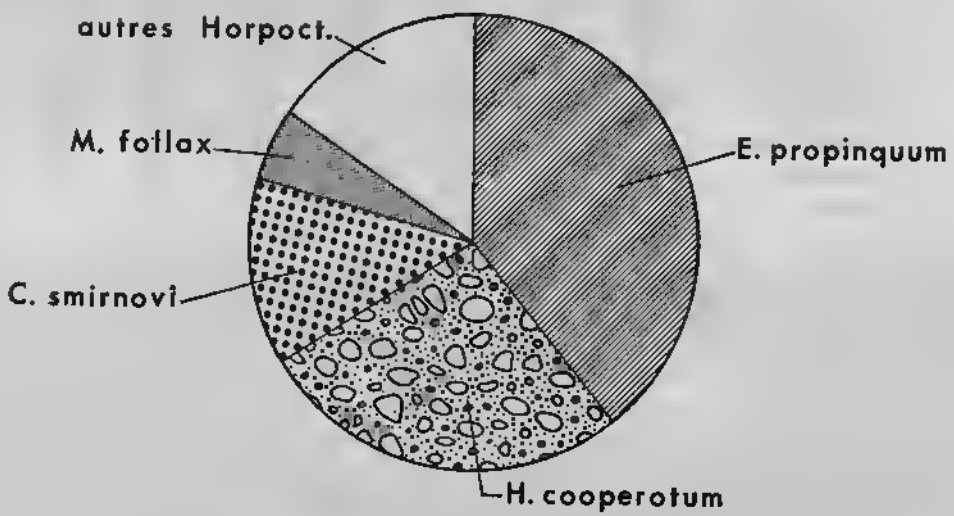


Figure 18. — Composition moyenne du faciès des vases sableuses.

II. — Faciès des vases de mode calme à *Microarthridion fallax* et *Pseudobradya minor*.

L'examen du diagramme-treillis (figure 16) nous montre que 17 prélèvements constituent ce faciès. Ils proviennent de six stations différentes :

l'Aiguillon (Ai)	: 2 (n° 42-43)
Aytré (Ay)	: 2 (n° 45-66)
Châtelaillon (Ch)	: 1 (n° 5)
Yves (Y)	: 5 (n° 12-14-15-16-17)
Fouras-Nord (F)	: 2 (n° 24-25)
les Nauteries (LN)	: 5 (n° 32-33-35-36-38)

Source : MNHN, Paris

On remarquera que ce peuplement présente une certaine continuité avec le précédent, puisqu'il y a superposition au niveau du prélèvement n° 5. Comme nous le verrons plus loin, il présente également de fortes affinités avec le peuplement suivant par l'intermédiaire des prélèvements des Nautcries et de l'Aiguillon. L'aspect moyen de ce faciès se rencontre donc à Yves où, nous l'avons vu, la vase côtière peut être légèrement sableuse.

1) *Composition faunistique*

a) *Généralités*

Dans les 17 prélèvements, 56 520 Harpacticoïdes environ ont été récoltés, dont 43 961 ont été déterminés. Ils se répartissent dans 51 espèces différentes, ce qui correspond à un indice de diversité de 5,6 pour l'ensemble du peuplement. 13 familles sont représentées, les cinq plus importantes constituant 98,0 % du peuplement.

Tableau 27. — Principales familles du faciès des vases de mode calme.

	D globale	Nbre sp.	% sp.
Ectinosomidae	19,8	10	19,6
Tachidiidae	58,2	4	7,8
Diosaccidae	6,8	4	7,8
Cletodidae	6,5	13	25,5
Laophontidae	6,7	9	17,6
	98,0	40	78,4

Les **Tachidiiae** ne comptent que 4 espèces (7,8 % du nombre total), mais dominent largement, avec 58,2 % du peuplement, la dominance générale moyenne de *Microarthridion fallax* étant, à elle seule, de 57,8 %.

Les **Ectinosomidae** sont bien représentés, avec 10 espèces, soit 19,6 % du nombre total. Leur dominance globale vient immédiatement après celle des Tachidiidae : ils représentent 19,8 % de la population, surtout grâce à la dominance de *Pseudobradya minor* (13,3 %). *Halectinosoma curticorne* (3,9 %) et *H. cooppe-ratum* (2,2 %) y sont également assez importantes.

Les **Diosaocidae**, qualitativement pauvres, avec seulement 4 espèces (7,8 % du nombre total), constituent néanmoins 6,8 % du peuplement, en particulier grâce à *Stenhelia (D.) palustris bispinosa*, dont la dominance moyenne est de 6,7 %.

Les **Laophontidae** ont à peu près la même importance que les Diosaccidae (6,7 %), mais présentent une plus grande diversité spécifique : ils comptent 9 espèces, soit 17,6 % du nombre total. *Platychelipus litto-ralis* s'y distingue avec une dominance moyenne de 3,7 %.

Les **Cletodidae** sont qualitativement les mieux représentés, avec 13 espèces, soit 25,5 % du nombre total, mais, quantitativement, ne constituent que 6,5 % du peuplement. Deux espèces ont une dominance moyenne quelque peu importante : *Nannopus palustris* (3,4 %) et *Enhydrosoma gariene* (1,8 %). Les individus indéterminés (des Ectinosomidae pour la plupart) représentent 1,3 % des Harpacticoïdes du peuplement.

b) *Espèces dominantes*

Comme dans les vases sableuses, on trouve 10 espèces ayant une dominance générale moyenne supérieure à 1 %. Pour 6 d'entre elles, cette dominance est même supérieure à 3 %, et elle dépasse 10 % pour les deux espèces qui donnent leur nom au faciès (tableau 28).

Ces 10 espèces, soit 19,6 % du nombre total, représentent 95,8 % du peuplement. Aucune d'entre elles ne peut être considérée comme caractéristique ; les coefficients de fidélité n'indiquent qu'une élective : *Pseudobradya minor*, qui est également constante, et une préférante : *Microarthridion fallax*, qui a été récoltée dans tous les échantillons. Toutes les autres sont accompagnatrices. Aucune de ces dernières n'obtient son coefficient maximum de fidélité dans ce faciès, mais 8 sont constantes : *Sten-*

Source : MNHN, Paris

helia (D.) palustris bispinosa, Enhydrosoma gariene, Nannopus palustris, Paronychocamptus nanus, Asellopsis intermedia et Platychelipus littoralis ; une est très fréquente : *Halectinosoma cooperatum* ; enfin, *Halectinosoma curticorne* est fréquente.

Comme on peut le constater, trois de ces espèces étaient déjà dominantes dans le faciès des vases sableuses et *H. cooperatum* y était même élective ; *St. (D.) palustris bispinosa* y était classée dans les « principales », *N. palustris* y était simplement représentée. Les autres sont nouvelles et atteindront leur développement maximal dans les vases d'estuaires et dans les sables de haut niveau (*P. nanus*).

c) *Espèces non-dominontes*

Les espèces dont la dominance générale moyenne est supérieure ou égale à 0,1 % sont au nombre de 9, soit 17,6 % du nombre total. J'y ai ajouté 3 formes dont la fréquence est supérieure à 25 % (tableau 30).

Parmi ces 12 espèces, 10 ont été rencontrées avec une fréquence supérieure à 25 % et 6 d'entre elles (en caractères gras) avec une fréquence supérieure à 50 % : **Canuella perplexa,** *Pseudobradya similis, Ps. beduina,* **Tachidius discipes, Amphiascoides limicolus,** *Haloschizopera junodi,* **Cletodes smirnovi, Enhydrosoma propinquum, E. longifurcatum** et *E. caeni.* Deux formes sont rares : *Halectinosoma distinctum* et *H. herdmani.*

Toutes les espèces non-dominantes sont accompagnatrices. Une seule est constante. *C. perplexa* est élective des sables propres de mode battu, dont *Ps. beduina* est préférante, tandis que *H. distinctum, Ps. similis, H. junodi, C. smirnovi, E. propinquum* et *E. caeni* sont électives des vases sableuses de mode semi-abrité. *T. discipes* est préférante des sables de haut niveau. *A. limicolus* et *E. longifurcatum* auront leur dominance maximale dans les vases d'estuaires, et *H. herdmani* sera préférante des sables vaseux.

Ces 22 espèces principales (43,1 % du nombre total) constituent le peuplement de base du faciès des vases de mode calme.

2) *Structure du peuplement*

L'examen de la liste des espèces montre la supériorité qualitative et, surtout, quantitative des formes limicoles (tableau 29).

La présence de trois exemplaires de *Epactophanes richardi,* espèce **dulçaquicole,** avait été expliquée (Bodin, 1972*b*) par une infiltration des eaux douces des marais de l'arrière-pays à travers la digue artificielle qui les sépare de la plage des Nauteries, ces eaux douces devant probablement couler sur la vasière à peu près imperméable. P. Ax (1956) a d'ailleurs également trouvé cette espèce au niveau de l'horizon des sources dans l'embouchure de l'Elbe, et Kiefer (1960) la signale dans les eaux oligohalines de la basse Weser. Mais il y a peut-être une autre explication : la transplantation par les pattes boueuses des nombreux oiseaux de mer qui fréquentent ces régions. Ce phénomène a déjà été invoqué pour la colonisation des hautes flaques (Clark, 1971).

Tableau 29. — Structure du peuplement des vases de mode calme

		Nbre sp.	% sp.	Dgm	Total
	Dulçaquicole	1	2,0	+	
	Planctoniques	2	3,9	+	1,9
	Phytophiles	5	9,8	+	
	Eurytopes	4	7,8	1,9	
Psammophiles :					
	— épipsammiques	7	13,7	13,5	
	— mésopsammiques	4	7,8	0,1	16,3
	— endopsammiques	7	13,7	2,7	
Limicoles :					
	— épipéliques	8	15,7	65,1	80,4
	— endopéliques	13	25,5	15,3	

Source : MNHN, Paris

Les deux formes **planctoniques** : *Longipedia rosea* et *Euterpina acutifrons*, ont une importance insignifiante.

Les espèces **phytophiles** : *Harpacticus gracilis*, *Parathalestris clausi*, *Laophonte inornata*, *Pseudonychocamptus koreni* et *Paralaophonte brevirostris*, ne représentent, malgré leur nombre (9,8 % du nombre total), qu'une très faible dominance moyenne globale.

La dominance des espèces **eutytopes** : *Tachidius discipes*, *Nitocra typica*, *Mesochra pontica* et *Paronychocamptus nanus*, est plus conséquente : 1,9 %. Il est vrai que *P. nanus* est constante et que *T. discipes* est très fréquente dans ce peuplement.

Avec les formes **psammophiles**, nous abordons un groupe plus important, composé de 18 espèces (35,3% du nombre total) qui constituent 16,3 % du peuplement. On y distingue trois stocks inégaux.

— Les **épipsammiques** : 7 espèces, soit 13,7 % du nombre total, sont à rattacher à ce contingent composé en majorité d'Ectinosomidae : *Eclinosoma normani*, *Halectinosoma propinquum*, *H. herdmani*, *Pseudobradya minor*, *Ps. similis*, *Ps. beduina* et *Stenhelia (St.) aemula*. Leur dominance moyenne globale s'élève à 13,5 %, mais c'est à peu près le seul fait de la dominance de *Ps. minor* (13,3 %), alors que cette espèce est considérée comme sabulicole par plusieurs auteurs.

— Les **mésopsammiques** : ce contingent, évidemment très pauvre dans cette vase presque pure, n'est composé que de 4 espèces dont la dominance globale ne dépasse guère 0,1 % : *Arenosetella incerta*, *Haloschizopera junodi*, *Paraleptastacus spinicauda* et *Tryphoema bocqueti*. Seule, *H. junodi* peut être considérée comme fréquente ici.

— Les **endopsammiques** : aussi nombreuses que les épipsammiques (7 formes), les espèces de ce groupe ne constituent cependant que 2,7 % du peuplement. On y trouve : *Canuella perplexa*, *Thompsonula hyaenae*, *Enhydrosoma propinquum*, *E. curvirostre*, *Paronychocamptus curticaudatus*, *Asellopsis intermedia* et *Normanella minuta*. *E. propinquum*, qui confirme ici son caractère minuticole, est constante, de même que *A. intermedia*. Ces deux espèces comptent respectivement pour 0,7 % et 1,5 % du peuplement. *C. perplexa*, dont la dominance moyenne n'est que de 0,5 %, a été trouvée très fréquemment, bien que, de toute évidence, ce biotope ne lui convienne pas.

Les **limicoles** forment le groupe principal, avec 21 espèces (41,2 % du nombre total) et représentent 80,4 % du peuplement. On y distingue deux contingents :

— Les **épipéliques** : malgré un petit nombre d'espèces (8, soit 15,7 % du nombre total), elles constituent 65,1 % du peuplement. Ceci est dû essentiellement à la présence, dans leurs rangs, de l'espèce dominante *Microarthridion fallax* qui représente, à elle seule, 57,8 % de la population. Les autres épipéliques se répartissent dans différents genres : *Halectinosoma distinctum*, *Tachidiella minuta*, *Stenhelia (D.) palustris bispinosa*, *Amphiascoides limicolus*, *Sarsameira longiremis*, *Cletodes smirnovi* et *Mesochra heldti*. Parmi elles, *St. (D.) palustris bispinosa* est présente (comme *M. fallax*) dans tous les prélèvelents ; *S. longiremis* et *C. smirnovi* sont très fréquentes ; les autres sont rares.

— Les **endopéliques** : plus nombreuses (13 espèces, soit 25,5 % du nombre total) que les épipéliques, elles ne représentent toutefois que 15,3 % du peuplement. Ce contingent est composé de : *Halectinosoma curticorne* (3,9 %), *H. cooperatum* (2,2 %), *Cletodes limicola*, *Enhydrosoma buchholtzi*, *E. sarsi*, *E. longifurcatum* (0,1 %), *E. gariene* (1,8 %), *E. caeni* (0,1 %), *Nannopus palustris* (3,4 %), *Heteropsyllus major*, *Stylicletodes longicaudatus*, *Laophonte elongata* et *Platychelipus littoralis* (3,7 %). Les Cletodidae y sont donc représentés par 9 espèces (17,6 % du nombre total) et, en particulier, par 5 des sept espèces du genre *Enhydrosoma* que j'ai récoltées sur le littoral charentais.

Au total, les formes limicoles l'emportent donc très nettement sur les psammophiles. Bon nombre d'entre elles atteindront leur développement maximal dans le faciès suivant : les vases d'estuaires.

Du point de vue de la tolérance aux variations de salinité, les espèces dominantes font preuve en général, d'une plus grande euryhalinité que dans les vases sableuses de Châtelaillon. D'après la classification de Kinne, le groupe des **marines polyhalines** est réduit à trois espèces : *H. cooperatum*, *M. fallax* et *A. intermedia*. Une espèce peut être considérée comme **marine euryhaline** : *Ps. minor*. Par contre, le contingent des espèces **euryhalines, endémiques des estuaires,** comprend la plupart des formes dominantes : *H. curticorne*, *St. (D.) palustris bispinosa*, *E. gariene*, *P. nanus* et *P. littoralis*, Une espèce peut être considérée comme **holeuryhaline** : *N. palustris*.

En fait, 34,3 % du peuplement est composé d'espèces soit euryhalines endémiques des estuaires, soit holeuryhaline.

Source : MNHN, Paris

3) *Hétérogénéité du peuplement*

Bien que la durée des prélèvements s'étende de octobre 1965 à mars 1969, et malgré la diversité des stations où il a été rencontré, ce peuplement garde une grande homogénéité qualitative et quantitative.

a) *Variations qualitatives*

Les indices de diversité maximum (5,3) et minimum (1,3) sont assez proches de l'indice général (5,6), ce qui, en plus de l'habituelle pauvreté spécifique, indique une composition qualitative assez stable d'un échantillon à l'autre. Le nombre d'espèces par prélèvement varie de 9 à 25, donc plus amplement que dans les vases sableuses.

Le nombre d'espèces dont la fréquence est supérieure à 25 % n'est que de 20, soit 39 % du nombre total. Mais une grande proportion d'entre elles (15, c'est-à-dire 80 %, ou 29,4 % du nombre total) ont été trouvée dans plus de 50 % des échantillons. 17,6 % du total des espèces ont une fréquence supérieure à 75 %. Excepté deux formes rares (*Halectinosoma distinctum* et *H. herdmani*), les espèces principales sont donc en général fréquentes ; mais leur nombre restreint laisse à penser que le milieu est plus « spécialisé » que celui des vases sableuses.

b) *Variations quantitatives*

L'examen du diagramme-treillis nous montre que le pourcentage minimum moyen de faune commune entre deux prélèvements est de 55 %. Cela place l'homogénéité quantitative du peuplement des vases de mode calme au second rang parmi les six faciès analysés.

Le classement des espèces selon l'indice biologique de Sanders confirme ce point de vue : 29 formes, soit 57 % du nombre total, ont été classées au-moins une fois parmi les dix premières d'après leur dominance partielle. 13 d'entre elles, c'est-à-dire 45 % (ou 25 % du nombre total), ont été classées ainsi dans plus de 25 % des échantillons et 8 dans plus de 50 % de ceux-ci. Les espèces dominantes ont donc assez régulièrement une forte dominance partielle.

c) *Variations d'une station à l'autre*

Suivant la station d'où proviennent les échantillons, le peuplement peut varier quelque peu, qualitativement et quantitativement.

Du point de vue **quantitatif**, le tableau 30 (v. p. 000) indique que l'unique prélèvement venant de Châtelaillon (qui peut se rattacher également aux vases sableuses) est le plus pauvre : il ne compte que 512 individus, alors que la moyenne est de 3 325 Harpacticoïdes par prélèvement de 500 cm² (ou pour 100 cm²). Les prélèvements les plus riches proviennent des bancs de vase d'Aytré.

Du point de vue **qualitatif**, l'aspect moyen du peuplement se trouve le plus souvent à Yves. A Châtelaillon, *Pseudobradya minor* est absente et *Microarthridion fallax* est très peu importante. A l'Aiguillon, *M. fallax* domine nettement, mais la place de *Ps. minor* est tenue par *Stenhelia (D.) palustris bispinosa*. Aux Nauteries, les espèces endémiques des estuaires, comme *Enhydrosoma gariene* et *Nannopus palustris*, prennent une importance primordiale. A Fouras-Nord, la composition se rapprocbe de celle que l'on trouve à l'Aiguillon.

A l'intérieur même de la station des Nauteries, des différences notables sont à signaler entre les différentes zones de prélèvement, différences qui seront soulignées lors de l'analyse du peuplement des vases d'estuaires.

d) *Variations saisonnières* (tableau 31, v. p. 000)

Si la composition qualitative ne change guère d'une saison à l'autre, ni même d'une année sur l'autre, le peuplement peut présenter différents aspects quand on considère la répartition quantitative des individus. A Yves, en novembre et mars, la dominance de *Ps. minor* est beaucoup plus importante qu'elle ne l'est en été, où *M. fallax* reprend une large prépondérance. Aux Nauteries, *S. (D.) palustris*

Source : MNHN, Paris

bispinosa semble plus importante au printemps que durant le reste de l'année. A Fouras, *P. littoralis* était beaucoup plus importante en novembre qu'en septembre (1968).

4) *Peuplements affines*

Dans le cadre même de la région prospectée, les vases de mode calme présentent des affinités évidentes avec les vases sableuses, ne serait-ce que par le chevauchement au niveau du prélèvement n° 5.

On peut le vérifier également en établissant le coefficient de corrélation qualitative entre ces deux peuplements, c'est-à-dire en calculant le pourcentage de leurs espèces communes (tableau 21) : il s'élève ici à 46,9 %. C'est le second pourcentage après celui qui lie les vases de mode calme aux vases d'estuaires. Il est vrai que, comme nous le verrons, celles-ci ont sept prélèvements en commun.

A l'échelle mondiale, des peuplements proches des vases de mode calme ont déjà été décrits, qualitativement du moins. On peut citer, par exemple, le peuplement des « lenitischen Watt » décrit par Lorenzen (1969), ou certains faciès vaseux de la côte est de l'Irlande (O'Riordan, 1971). Wells (1963) considère *M. fallax* comme caractéristique des vases de l'estuaire de la rivière Exe (Devon, Angleterre). Le peuplement des vases de Ynys Faelog (Menai Bridge, Grande Bretagne) signalé par Geddes (1972) ne doit pas être très éloigné de celui-ci, avec cependant quelques vicariantes et une absence totale de *Ps. minor*. En Mer Baltique, la faune de la « Schlickwatt » de l'île Amrum recensée par Noodt (1956, 1957) semble également s'apparenter à la nôtre, *M. littorale* étant vicariante de *M. fallax*.

5) *Conclusions*

Le faciès des vases de mode calme à *Microarthridion fallax* et *Pseudobradya minor* apparaît donc comme un peuplement très homogène, qualitativement et quantitativement, et à faible diversité spécifique.

Par contre, peu d'espèces sont réellement inféodées au faciès puisqu'on ne compte qu'une élective et une préférante ; mais elles constituent, à elles deux, 71,1 % du peuplement, ce qui est la marque d'un faciès fortement caractérisé.

L'importance d'espèces telles que *Ps. minor*, *H. cooperatum* et *E. propinquum* montre que cette vase contient encore un pourcentage appréciable de sable fin. Néanmoins, les vasicoles dominent très nettement, avec 81,9 % du peuplement.

Les variations dûes à la localisation des prélèvements ou aux fluctuations saisonnières peuvent conférer différents aspects à ce faciès.

Il existe plusieurs communautés semblables décrites en Europe, principalement en Mer Baltique et dans les îles Britanniques.

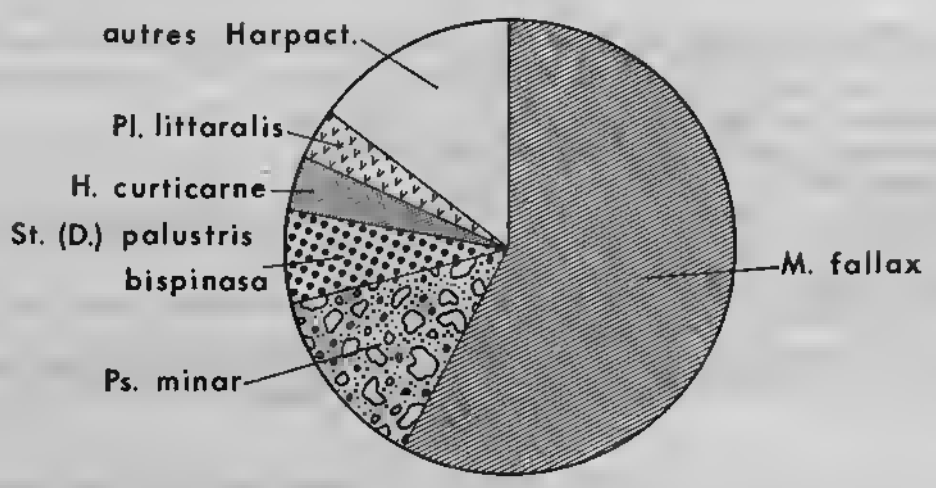


Figure 19. — Composition moyenne du faciès des vases de mode calme.

Source : MNHN, Paris

III. — Faciès des vases d'estuaires à *Nannopus palustris*, *Stenhelia (D.) palustris bispinosa* et *Micraoarthridion fallax*.

M. fallax, dominante et préférante des vases de mode calme, est encore assez largement dominante ici, c'est pourquoi elle donne son nom également au faciès des vases d'estuaires. Mais elle n'y est qu'accompagnatrice ; aussi son nom n'apparait-il qu'en troisième position.

Cette dominance de *M. fallax* provient surtout d'un chevauchement important (sur 7 prélèvements) entre le faciès des vases de mode calme et celui des vases d'estuaires (figure 16). Sur les 13 prélèvements composant ce dernier, 2 proviennent de la baie de l'Aiguillon (n° 42 et 43) et des 11 autres proviennent de la station des Nauteries. Un seul échantillon (n° 29) prélevé aux Nauteries ne s'intègre pas dans cet ensemble : il fait partie des trois prélèvements atypiques des vases.

L'aspect moyen de ce faciès se trouve donc tout naturellement dans l'estuaire de la Charente et dans celui de la Sèvre Niortaise.

1) *Composition faunistique*

a) *Généralités*

38 979 Harpacticoïdes ont été récoltés dans ces 13 prélèvements, et ils ont tous été déterminés. Ils se répartissent en 45 espèces différentes, ce qui correspond à un indice de diversité de 5 pour l'ensemble du peuplement. 12 familles sont représentées, dont les cinq plus importantes constituent 95,4 % de la population :

Tableau 32. — Principales familles du faciès des vases d'estuaires.

	D. globale	Nbre sp.	% sp.
Ectinosomidae	10,7	8	17,8
Tachidiidae	34,7	4	8,9
Diosaccidae	12,0	4	8,9
Cletodidae	29,2	13	28,9
Laophontidae	8,8	7	15,6
	95,4	36	80,1

Comme dans les vases de mode calme, ce sont encore les **Tachidiidae** qui dominent, mais moins largement : ils ne représentent plus que 34,7 % du peuplement, avec 4 espèces (8,9 % du nombre total). Sur cette dominance globale, *M. fallax* compte pour 34,5 % à elle seule.

Les **Cletotidae** égalent presque, en dominance, les Tachidiidae : les 13 espèces qui les représentent (28,9 % du nombre total) constituent 29,2 % du peuplement. *Nannopus palustris* y figure pour 23,8 % et *Enhydrosoma gariene* pour 4,6 %.

Les **Diosaccidae**, avec une dominance globale de 12 %, viennent en troisième position. Ils ne sont représentés que par 4 espèces (8,9 % du nombre total), parmi lesquelles on trouve *Stenhelia (D.) palustris bispinosa* qui compte, à elle seule, pour 11,6 % du peuplement.

Les **Ectinosomidae**, représentés par 8 espèces (soit 17,8 % du nombre total), ont une dominance globale de 10,7 %, en particulier grâce à *Halectinosoma curticorne* (9,7 %).

Enfin, les **Laophontidae** (7 espèces, soit 15,6 % du nombre total) se voient attribuer une dominance moyenne globale de 8,8 %, essentiellement grâce à deux espèces : *Platychelipus littoralis* (6,7 %) et *Paronychocamptus nanus* (1,9 %).

Il faut remarquer qu'un pourcentage important du peuplement (4,8 %) est constitué par des individus indéterminés, en général des stades copépodites, principalement d'Ectinosomidae.

Source : MNHN, Paris

b) *Espèces dominantes*

Le milieu devenant plus rigoureux (en raison notamment des variations de salinité), on ne trouve plus que 7 espèces dont la dominance générale moyenne dépasse 1 % (tableau 33). Mais, chez 6 de ces espèces, la dominance dépasse 3 % ; elle dépasse même 10 % pour trois d'entre elles qui donnent leur nom au faciès, et *Halectinosoma curticorne* (9,7 %) approche de ce seuil.

Ces 7 espèces, soit 15,5 % du nombre total, constituent, à elles seules, 92,8 % de la faunule harpacticoïdienne. Aucune d'entre elles ne peut être considérée comme caractéristique, mais une est élective : *Nannopus palustris*, et 4 sont préférantes : *Halectinosoma curticorne*, *Stenhelia (D.) palustris bispinosa*, *Enhydrosoma gariene* et *Platychelipus littoralis*. Deux espèces sont accompagnatrices : *Microarthridion fallax* et *Paronychocamptus nanus*. Toutes deux sont absolument constantes, mais, comme je l'ai dit plus haut, *M. fallax* est préférante des vases de mode calme, tandis que *P. nanus* est préférante des sables de haut niveau.

Il est par ailleurs remarquable de constater que les espèces dominantes ont été rencontrées dans tous les prélèvements, quelle que soit la saison.

c) *Espèces non-dominantes*

9 espèces, soit 20 % du nombre total, ont une dominance moyenne générale supérieure ou égale à 0,1 %. Ajoutées aux 5 espèces dont la fréquence est supérieure à 25 % (bien que leur dominance soit inférieure à 0,1 %), elles constituent un groupe de 14 espèces, soit 31 % du nombre total (tableau 33).

Parmi ces 14 espèces non-dominantes, 13 ont été rencontrées dans plus de 25 % des échantillons, et 6 d'entre elles (en caractères gras) ont une fréquence supérieure à 50 % : *Canuella perplexa*, *Halectinosoma cooperatum*, **Pseudobradya minor**, *Ps. similis*, **Tachidius discipes**, *Microarthridion littorale*, **Amphiascoides limicolus**, *Haloschizopera junodi*, *Paraleptastacus spinicauda*, *Cletodes smirnovi*, *Enhydrosoma buchholtzi*, **E. propinquum**, **E. longifurcatum** et **Asellopsis intermedia.**

L'une de ces 14 espèces doit être considérée comme « caractéristique » : *M. littorale* est en effet la seule espèce de mes listes à être endémique d'un faciès, en l'occurence les vases d'estuaires. Mais elle est rare (elle n'a été trouvée que dans deux prélèvements) et peu abondante. C'est donc un cas exceptionnel et je ne me suis pas servi de *M. littorale* pour caractériser ce faciès. Il n'en reste pas moins vrai que c'est une forme typique des vases d'estuaires d'après de nombreux auteurs. Deux espèces non-dominantes sont préférantes : *A. limicolus* et *E. buchholtzi*. Les autres sont accompagnatrices ; parmi elles, *E. longifurcatum* a son coefficient de fidélité maximum dans ce faciès des vases d'estuaires ; *C. perplexa* est élective des sables propres ; *H. cooperatum*, *Ps. similis*, *H. junodi*, *C. smirnovi* et *E. propinquum* sont électives des vases sableuses ; *Ps. minor* est élective des vases de mode clame ; *T. discipes* est préférante des sables de haut niveau, dont *P. spinicauda* est élective ; enfin, *A. intermedia* est préférante des sables vaseux.

Ces espèces dominantes et non-dominantes représentent les 21 formes principales qui constituent le peuplement fondamental du faciès des vastes d'estuaires.

2) *Structure du peuplement*

La supériorité qualitative et, surtout, quantitative des formes limicoles est encore plus affirmée dans ce peuplement. L'examen de la liste des espèces permet d'indiquer la répartition suivante (tableau 34) :

Des deux espèces **planctoniques** : *Microsetella norvegica* et *Euterpina acutifrons*, la seconde est assez fréquente sur nos côtes. Quant à *M. norvegica*, je l'avais trouvée à plusieurs reprises dans les sédiments meubles des environs de Marseille (Bodin, 1964). Leur dominance est insignifiante.

Les formes **phytophiles** sont assez nombreuses : *Ectinosoma melaniceps*, *Leptocaris trisetosus*, *Parathalestris dovi*, *Laophonte inornata* et *Paralaophonte brevirostris s. str.* Mais leur dominance moyenne globale est très faible (0,1 %).

Cinq espèces peuvent être considérées comme **eurytopes** : *Tachidius discipes*, *Ameira scotti*, *Nitocra typica*, *Mesochra pygmaea* et *Paronychocamptus nanus*. Leur dominance globale est modeste (2 %). *T. discipes* est cependant très fréquente et *P. nanus* a été récoltée dans les treize prélèvements.

Source : MNHN, Paris

Tableau 34. — Structure du peuplement des vases d'estuaires.

	Nbre sp.	% sp.	Dgm	Total
Planctoniques	2	4,4	+	
Phytopbiles	5	11,1	0,1	2,1
Eurytopes	5	11,1	2,0	
Psammophiles :				
— épipsammiques	4	8,9	0,6	
— mésopsammiques	4	8,9	0,1	1,2
— endopsammiques	6	13,5	0,5	
Limicoles :				
— épipéliques	5	11,1	46,5	91,8
— endopéliques	14	31,1	45,3	

Les espèces **psammophiles** sont bien représentées, avec 14 espèces (31,1 % du nombre total), mais elles ne constituent que 1,2 % du peuplement. On peut y distinguer :

— Les **épipsammiques** : ce contingent comprend 4 espèces (8,9 % du nombre total) : *Pseudobradya minor*, *Ps. similis*, *Harpacticus flexus* et *Stenhelia (St.) aemula*. La dominance moyenne globale ne dépasse guère 0,6 %. *Ps. minor* est constante dans ce biotope, et *Ps. similis* y est fréquente.

— Les **mésopsammiques** : 4 espèces peuvent être rattachées à ce groupe : *Arenosetella incerta*, *Haloschizopera junodi*, *Paraleptastacus spinicauda* et *Trypheema bocqueti*, mais elles ne représentent, à elles quatre, que 0,1 % du peuplement. *H. junodi* et *P. spinicauda* sont cependant fréquentes.

— Les **endopsammiques** : au nombre de 6 (13,3 % du nombre total), elle ne constituent que 0,5 % du peuplement. Ce sont : *Canuella perplexa*, *Cletodes tenuipes*, *Enhydrosoma propinquum*, *E. curticorne*, *Asellopsis intermedia* et *Normanella minuta*. *E. propinquum* et *A. intermedia* sont constantes.

Les formes **limicolas**, au nombre de 19, soit 42,2 % du nombre total, constituent, à elles seules, 91,8 % du peuplement. Du point de vue quantitatif, elles se partagent en deux groupes à peu près égaux.

— Les **épipéliques** : représentées seulement par 5 espèces (11,1 % du nombre total), ce groupe n'en constitue pas moins 46,5 % de la population. C'est dû principalement à la dominance moyenne de *Microarthridion fallax* (34,5 %) et à celle de *Stenhelia (D.) palustris bispinosa* (11,6 %). Ces deux espèces sont d'ailleurs constantes, de même que *Amphiascoides limicolus*. *Halectinosoma distinctum* et *Microarthridion littorale* sont rares.

— Les **endopéliques** : c'est le groupe le plus important, avec 14 espèces, soit 31,1 % du nombre total. Bon nombre d'espèces principales y figurent : *Nannopus palustris*, *Halectinosoma curticorne*, *Enhydrosoma gariene*, *Platychelipus littoralis*, *Cletodes smirnovi*, *Enhydrosoma longifurcatum*, *Halectinosoma cooperatum* ; c'est ce qui explique la forte dominance moyenne globale du contingent (45,3 % du peuplement). La plupart de ces formes sont constantes, les autres sont fréquentes.

Parmi les endopéliques, on trouve également quelques espèces plus rares : *Itunella muelleri*, *Enhydrosoma buchholtzi*, *E. sarsi*, *E. caeni*, *Heteropsyllus major*, *Stylicletodes longicaudatus* et *Laophonte elongata*.

Remarquons que les sept espèces du genre *Enhydrosoma* récoltées sur le littoral charentais se trouvent réunies dans ce faciès des vases d'estuaires.

En ce qui concerne la tolérance aux variations de salinité, les espèces dominantes présentent une euryhalinité encore plus grande que dans le faciès des vases de mode calme. Une seul est **marine polyhaline** : *M. fallax*. Cinq sont **endémiquas des estuaires** : *H. curticorne*, *St. (D.) palustris bispinosa*, *E. gariene*, *P. nanus* et *Pl. littoralis*. Enfin, *N. palustris* est considérée comme **holeuryhaline**.

Si l'on tient compte des dominances moyennes, cela signifie que 58,3 % du peuplement est composé d'espèces, soit euryhalines endémiques des estuaires, soit holeuryhalines.

Source : MNHN, Paris

Remarquons enfin que 4,8 % du peuplement correspond à des individus indéterminés, en grande majorité des stades copépodites d'Ectinosomidae. Au prélèvement n° 37, en particulier, il semble que la population de cette famille pourrait être doublée.

3) *Hétérogénéité du peuplement*

Tous les prélèvements, sauf un, ont été réalisés entre mars 1968 et mars 1969. De plus, à part les deux prélèvements effectués dans la baie de l'Aiguillon, ils proviennent tous de la station des Nauteries. On peut donc s'attendre à une grande homogénéité qualitative et quantitative du peuplement des vases d'estuaires.

a) *Variations qualitatives*

L'indice de diversité général (5,0) s'écarte peu des indices extrêmes : l'indice minimum est de 1,9, l'indice maximum de 4,0. En même temps que la pauvreté spécifique habituelle de la zone intertidale, ces chiffres montrent que la composition qualitative ne varie guère d'un prélèvement à l'autre. Le nombre d'espèces par échantillon est au minimum de 12 et au maximum de 27.

20 espèces, soit 44,4 % du nombre total, ont une fréquence supérieure à 25 % ; pour 13 d'entre elles (soit 28,9 % du nombre total), la fréquence est même supérieure à 50 %. Enfin, 26,7 % des espèces ont été rencontrées dans plus de 75 % des échantillons. Les espèces dominantes sont d'ailleurs toutes constantes. Le milieu est sans doute très « spécialisé », mais les formes qui l'habitent y sont bien adaptées. Une seule espèce principale est rare : *Microarthridion littorale.*

La composition faunistique est donc très constante d'un échantillon à l'autre.

b) *Variations quantitatives*

Les chiffres du diagramme-treillis (figure 16) indiquent que le pourcentage minimum moyen de la faune commune entre deux prélèvements est de 50,5 %, donc inférieur à celui des vases de mode calme, mais un peu supérieur à celui des vases sableuses. Cela montre la bonne homogénéité quantitative du peuplement.

On en trouve confirmation dans le classement selon l'indice biologique de Sanders : 18 espèces (soit 41 % du nombre total) ont été classées au-moins une fois dans les dix premières d'après leur dominance partielle ; parmi elles, 11 l'ont été dans plus de 25 % des prélèvements, ce qui correspond au pourcentage très élevé de 61 % (ou 24,4 % du nombre total). 8 d'entre elles, soit 17,8 % du nombre total, ont même été ainsi classées avec une fréquence de plus de 50 %.

La stabilité de la composition quantitative de ces vases d'estuaires se trouve donc bien confirmée.

c) *Variations d'un point à un autre de la station des Nauteries*

Mise à part une prédominance plus importante de *M. fallax* dans la baie de l'Aiguillon et la pauvreté de celle-ci en ce qui concerne *N. palustris* et *Pl. littoralis* (qui rappelle son appartenance au faciès des vases de mode calme), les deux stations présentent des similitudes frappantes : même composition faunistique, mêmes espèces dominantes.

Mais, à l'intérieur de la station des Nauteries, j'ai signalé que les prélèvements avaient été faits en trois points (zones 1, 2 et 3) assez éloignés les uns des autres (figure 6), échelonnés du nord au sud en s'enfonçant dans l'embouchure de la Charente, c'est-à-dire de l'aval vers l'amont.

Du point de vue densité, les prélèvements les plus en « amont » (n° 31-33-35-37-39) semblent généralement plus riches, mais ce n'est pas très significatif (tableau 35, v. p. 000).

Du point de vue dominance des espèces principales (tableau 38), excepté au mois d'août, *M. fallax* semble moins importante en amont qu'en aval, sans doute en raison de son eurybalinité relativement réduite (elle est marine polyhaline). C'est un peu le contraire (sauf en août également) pour *N. palustris*, espèce boleuryhaline. Pour les autres formes, cela dépend de l'époque de l'année. A Fort Vasoux (zone 3), *St. (D.) palustris bispinosa* semble revêtir une importance exceptionnelle, à moins que ce ne soit simplement l'effet des variations saisonnières.

Source : MNHN, Paris

D'autre part, le 28 septembre 1968, deux prélèvements ont été faits au point 2, mais l'un (n° 35) provient du haut de la vasière, tandis que l'autre (n° 36) provient du rebord du chenal de la Charente, en bas de la slikke. On peut constater que, pour *N. palustris* et *St. (D.) palustris bispinosa*, les dominances sont très semblables dans les deux cas, tandis que, pour *H. curticorne*, *E. gariene*, *P. nanus* et *Pl. littoralis*, elles sont nettement plus fortes en haut de l'estran que près de la Charente. Quant à *M. fallax*, sont euryhalinité relativement plus faible lui confère une importance plus grande en bas de la slikke, là où la période d'émersion est la plus courte et où les variations de salinité sont moindres.

d) *Variations saisonnières*

Le cycle annuel est représenté dans sa totalité par des prélèvements de la station des Nauteries. Les variations dépendent un peu, comme nous venons de le voir, de la zone dans laquelle on se trouve le long de l'embouchure de la Charente (tableau 36, v. p. 000).

Dans la zone 1, en mars 1968 (comme en 1966 d'ailleurs), *N. palustris* était prédominante, suivie de *M. fallax* et *St. (D.) palustris bispinosa*. En mai 1968, *M. fallax* avait repris sa prédominance devant les deux autres espèces dans l'ordre. En août 1968, *N. palustris* prédominait à nouveau devant *M. fallax*, mais *St. (D.) palustris bispinosa* avait une dominance faible et était largement dépassée par *H. curticorne*, *E. gariene* et *Pl. littoralis*. En novembre, *P. nanus* avait la seconde dominance du peuplement, derrière *M. fallax*.

Dans la zone 2, en mai 1968, *M. fallax* dominait le peuplement, suivie de *N. palustris*, *St. (D.) palustris bispinosa* et *Pl. littoralis*. En août 1968, *N. palustris* devenait largement prédominante, et *H. curticorne* et *E. gariene* faisaient leur apparition parmi les espèces classées en tête. Par contre, *St. (D.) palustris bispinosa* était repoussée au 6e rang. Enfin, en novembre 1968, *M. fallax* reprenait la première place, suivie de *P. nanus*, *N. palustris* et *St. (D.) palustris bispinosa*.

A en juger par les prélèvements de janvier et mars, aux Nauteries, *M. fallax* perdrait sa première place en hiver, au profit soit de *N. palustris*, soit de *St. (D.) palustris bispinosa*. Cependant, dans la baie de l'Aiguillon, en mars 1969, *M. fallax* dominait très largement le peuplement.

A partir d'un lot de base de 7 espèces, le faciès des vases d'estuaires prend donc des aspects variés selon la zone où l'on se trouve et suivant l'époque de l'année. Mais il ne semble pas que ces fluctuations soient reproductibles d'une année sur l'autre, car elles dépendent avant tout des conditions climatiques.

Du point de vue de la densité, le prélèvement de mars 1968 est nettement le moins riche ; il est vrai que la vase y était moins fluide que d'habitude. On compte en moyenne 2 998 individus pour 500 cm^3 de sédiment (ou 100 cm^2).

4) *Peuplements affines*

Du seul fait du chevauchement important de ce peuplement avec celui des vases de mode calme, on peut déduire une grande affinité entre les deux faciès. Ceci est d'ailleurs confirmé par le coefficient de corrélation qualitative (tableau 21) : les deux peuplements ont 57,4 % d'espèces communes. En comparaison, l'affinité avec les vases sableuses de Châtelaillon est beaucoup plus faible : 37,5 % d'espèces communes.

En dehors de notre région, des peuplements très comparables ont été décrits par plusieurs auteurs. La plupart des espèces principales figurent, par exemple, avec quelques vicariantes, dans les peuplements des biotopes vaseux d'eaux « saumâtres » décrits de la Mer du Nord par Noodt (1957). De même, la communauté décrite de la Mer Noire par Por (1960) comporte de nombreuses espèces communes avec ce peuplement, ainsi que les « Stillwasserlagunen » de Finlande (Noodt, 1970) et la vasière de Hamble Spit (Barnett, 1968). Certains peuplements des côtes britanniques (Four Mile Bridge, Ynys Faelog ou Puffin Island) décrits par Geddes (1972) semblent également très proches de celui-ci. Quant aux peuplements de la baie de Dublin (O'Riordan, 1971) et de l'estuaire de la rivière Exe (Wells, 1963), ils présentent des analogies remarquables avec notre faciès des vases d'estuaires : sur 60 formes recensées, le premier compte 17 espèces communes (dont 14 « principales ») avec les Nauteries ; sur les 92 formes trouvées dans l'estuaire de l'Exe, 22 sont communes au peuplement des Nauteries (dont 16 « principales »), sans parler des espèces vicariantes.

Source : MNHN, Paris

5) *Conclusions*

En raison du faible nombre d'espèces caractéristiques ou électives, le faciès des vases d'estuaires à *N. palustris, St. (D.) palustris bispinosa* et *M. fallax* se montre très « spécialisé ». Il renferme cependant six espèces préférantes et les formes principales y semblent bien adaptées.

C'est également un peuplement très homogène, qualitativement et quantitativement. La quasi-totalité (93,7 %) du peuplement est représentée par des espèces limicoles, en particulier endopéliques. Le très faible pourcentage de sable dans la vase ne permet plus que le maintien de quelques sabulicoles très tolérantes (*Ps. minor, E. propinquum*).

Les formes très euryhalines, telles que *H. curticorne, M. littorale, St. (D.) palustris bispinosa, E. gariene, N. palustris, Pl. littoralis*, trouvent là leur développement maximal.

Les différents aspects que peut prendre le faciès suivant les époques de l'année dépendent de la position des prélèvements par rapport à l'embouchure du fleuve et de leur niveau altitudinal dans la slikke.

La similitude avec les quelques communautés d'estuaires décrites dans le monde est frappante, en particulier en Europe (Mer du Nord, Baltique, Mer Noire, Iles Britanniques).

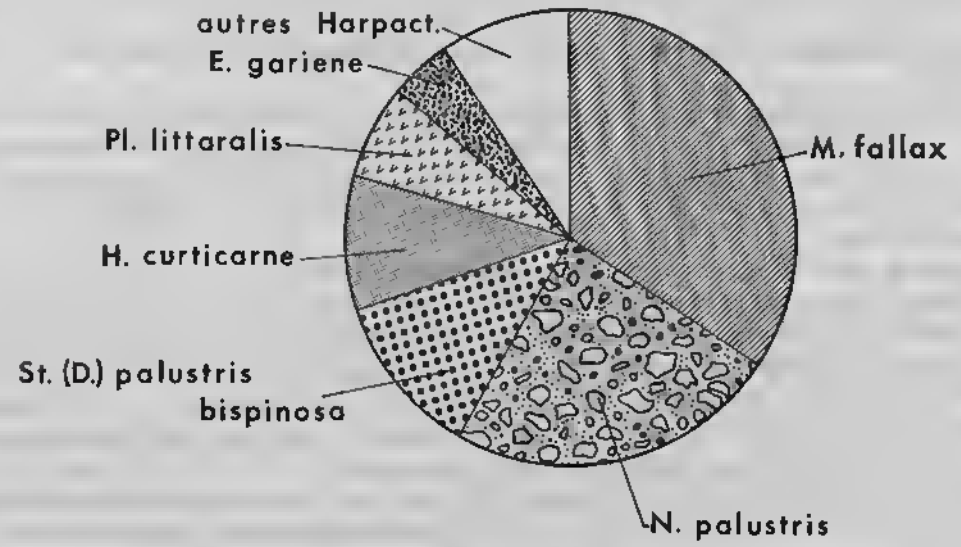


FIGURE 20. — Composition moyenne du faciès des vases d'estuaires.

IV. — PRÉLÈVEMENTS ATYPIQUES

Trois prélèvements (n° 21-26-29) ne semblent pas pouvoir s'intégrer à l'un des trois faciès qui viennent d'être décrits. Ils présentent cependant beaucoup d'affinités avec eux.

Le n° 21 : Yves (19/11/1968). Sable très vaseux, au pied du cordon de galets. *Paronychocamptus nanus* domine largement, avec 63,1 % du peuplement, suivi de *M. fallax* (18,8 %), *Tachidius discipes* (7,4 %) et *Pseudobradya minor* (2,7 %).

Le n° 26 : Fouras-Nord (24/1/1969). Vase avec du sable assez grossier, où domine *Platychelipus littoralis* (49,3 %), suivi de *Stenhelia (D.) palustris bispinosa* (17,1 %), *M. fallax* (16,1 %) et *Asellopsis intermedia* (7,4 %), avec la seule espèce qui ne soit pas présente dans l'un des trois faciès décrits : *Heterolaophonte strömi* s. str. (9 exemplaires).

Le n° 29 : Les Nauteries (9/3/1966). Vase molle, où domine *Microarthridion littorale* (53,8 %) avec *M. fallax* (14,8 %), *Nannopus palustris* (10,1 %), *Paronychocamptus nanus* (9,9 %) et *Halectinosoma curticorne* (2,9 %).

Source : MNHN, Paris

Malgré quelques dominances aberrantes, la composition faunistique de ces prélèvements les apparente bien au grand ensemble des vases intertidales.

V. — Unité de la communauté des vases intertidales

Les trois peuplements qui viennent d'être décrits correspondent aux vases homogènes, plus ou moins fluides, de la zone intertidale des côtes charentaises. J'y ai distingué :

— le faciès des vases sableuses de mode semi-abrité, à *Enhydrosoma propinquum*, *Halectinosoma cooperatum* et *Cletodes smirnovi*.

— le faciès des vases de mode calme, à *Microarthridion fallax* et *Pseudobradya minor*.

— le faciès des vases d'estuaires, de mode très calme, à *Nannopus palustris*, *Stenhelia (D.) palustris bispinosa* et *Microarthridion fallax*.

Ces trois faciès ont été définis à partir de l'analyse de 29 prélèvements ayant livré environ 83 940 Harpacticoïdes, dont 70 413 ont été déterminés. Ces Harpacticoïdes se répartissent en 14 familles et 70 espèces différentes, ce qui correspond à un indice de diversité de 7,2 pour l'ensemble de la communauté.

Il existe probablement d'autres faciès de vases, mais ceux-ci semblent les plus répandus sur le littoral charentais.

Le substrat est caractérisé par la prédominance de la fraction fine (inférieure à 50 microns) sur les sables ; la proportion de ces derniers variant de 40 à 50 %, en moyenne, dans les vases sableuses, à 10 à 20 % dans les vases de mode calme, pour tomber à 5 à 10 % dans les vases d'estuaires.

A Fouras-Nord, ces sables sont moyens à grossiers, tandis qu'à Châtelaillon, Yves et les Nauteries ils sont très fins.

Le taux de pélites peut donc varier, en gros, de 40 à 90 %.

Ces vasières s'étendent généralement entre l'horizon des sources et le zéro des cartes (et parfois au-delà). Cependant, la communauté peut apparaître en enclave dans les estrans sableux semi-abrités, sous forme de bancs de vase résultant des modalités de l'hydrodynamisme, comme à Aytré et Châtelaillon.

Malgré la protection du film superficiel, les variations de température y sont toujours importantes, surtout en hiver et en été. Les Copépodes ne pouvant s'enfoncer très profondément dans le substratum (4 à 5 cm au plus), l'eurythermie est de rigueur.

Quant aux variations de salinité, elles sont de plus en plus importantes au fur et à mesure que l'on se rapproche d'un estuaire ou d'une arrivée d'eau douce quelconque (collecteur d'eaux pluviales, par exemple). On peut dire, d'une façon générale, que les eaux d'imbibition des vases sont de plus en plus dessalées et les variations de salinité de plus en plus importantes quand on va d'Aytré aux Nauteries. Cependant, il ne faut pas perdre de vue que l'amplitude maximale de ces variations ne dépasse guère 8 à 10 ‰, que ce soit dans l'espace ou dans le temps. Mais, comme on a pu le constater, les Harpacticoïdes y sont très sensibles et cela suffit à sélectionner certaines espèces.

L'ensemble de ces caractéristiques physico-chimiques va entraîner la prédominance des espèces limicoles tolérantes, très eurythermes et euryhalines.

L'unité de la communauté peut être mise en évidence par le seul calcul des dominances moyennes générales sur l'ensemble du peuplement (les trois prélèvements atypiques ne sont pas inclus dans ces calculs).

J'ai réuni dans un tableau (n° 37) les espèces communes aux trois peuplements, au nombre de 20 (soit 28,6 % du nombre total), ainsi que les espèces d'une certaine importance rencontrées dans deux des faciès seulement. On pourra remarquer que ces dernières, au nombre de 7, sont présentes dans les vases de mode calme et d'estuaires, jamais dans les vases sableuses.

Ces 27 espèces, soit 38,6 % du nombre total, représentent 96,4 % du peuplement et constituent la base faunistique de la communauté des vases intertidales.

L'analyse révèle également que, sur les 17 formes ayant été dominantes dans au-moins un faciès sur les trois, 10 sont présentes dans ces trois faciès : *C. perplexa*, *H. cooperatum*, *Ps. similis*, *M. fallax*,

Source : MNHN, Paris

St. (D.) palustris bispinosa, *C. smirnovi*, *E. propinquum*, *N. palustris*, *H. major* et *A. intermedia*. Ces 10 espèces constituent en moyenne 72,0 % de la population. Leur dominance générale moyenne globale varie de 90,7 % dans les vases sableuses, à 73,6 % dans les vases de mode calme, et à 70,7 % dans les vases d'estuaires.

a) *Espèces dominantes* *

12 espèces, soit 17,1 % du nombre total (70), ont une dominance générale moyenne supérieure à 1 % (tableau 37, v. p. 000). Pour 8 d'entre elles, cette dominance dépasse 3 %. Ces 12 espèces constituent, en moyenne, 94,8 % du peuplement. Cette proportion varie en fonction du faciès : elle est de 86,9 % dans les vases sableuses à *E. propinquum* et *H. cooperatum*, de 96,8 % dans les vases de mode calme à *M. fallax* et *Ps. minor*, et de 94,1 % dans les vases d'estuaires à *N. palustris*, *St. (D.) palustris bispinosa* et *M. fallax*. Ceci tendrait à confirmer que l'aspect moyen des vases intertidales doit être recherché plutôt à Yves, Fouras ou les Nauteries qu'à Châtelaillon. De fait, si l'on compare la liste de ces espèces dominantes aux dominances générales moyennes du tableau 17, on constate que ce sont les vases de mode calme qui représentent le mieux cet aspect moyen de la communauté.

Parmi ces 12 formes, *M. fallax*, présente dans tous les prélèvements de vase sans exception (elle est présente également dans les trois prélèvements atypiques), constitue, à elle seule, 40,4 % du peuplement de la communauté. *E. propinquum* et *A. intermedia* sont constantes et *St. (D.) palustris bispinosa* l'est presqu'également. *Ps. minor*, *E. gariene*, *P. nanus* et *Pl. littoralis* sont constantes dans les deux faciès ne comportant qu'une faible proportion de sable ; elles semblent, de plus, favorisées par la plus grande euryhalinité de leurs biotopes.

b) *Espèces non-dominantes*

Au nombre de 15 (soit 21,4 % du nombre total), elles constituent un stock où l'on trouve, soit des formes présentes dans les trois faciès (13 espèces), soit des formes (2 espèces) rencontrées seulement, mais en abondance, dans les faciès de vase presque pure.

Mises à part *Stylicletodes longicaudatus* et *Tryphoema bocqueti*, toutes ces formes ont été classées espèces dominantes ou « principales » dans l'un au-moins des trois faciès (souvent deux).

Leur dominance moyenne globale n'excède pas 1,6 %, mais leur constance générale en fait des espèces fréquentes dans ce milieu. Seules, *E. acutifrons*, *St. longicaudatus* et *T. bocqueti* sont toujours rares ; la première est planctonique, la seconde fréquente des substrats vaseux plus profonds, la troisième est élective des sables de haut niveau.

Parmi les autres espèces non-dominantes, nous verrons que *C. perplexa* est élective des sables propres, comme *E. acutifrons* (mais pas pour les mêmes raisons). *Ps. similis* est classée dans les sabulicoles strictes par Soyer.

c) *Structure de la communauté*

L'étude de la répartition des formes suivant leur éthologie sera faite uniquement sur le lot des 27 espèces principales.

Le tableau 38 montre bien la prédominance des formes limicoles sur les formes psammiques.

Mises à part *Ps. minor*, *E. propinquum* et *A. intermedia* (psammophiles) et *P. nanus* (eurytope), toutes les espèces dominantes sont limicoles. Il faut cependant rappeler que la plupart des espèces de ces trois contingents sont, en fait, très tolérantes. Certaines, telles *H. cooperatum* et *H. propinquum* seraient d'ailleurs mieux qualifiées de « minuticoles », en ce sens qu'elles préfèrent avant tout un sédiment très fin, dont la médiane est inférieure à 70-90 microns. Au total, les limicoles rassemblent près de 81 % de la population, 14 % étant constitués par des psammophiles tolérantes.

* Les dominances ont été calculées en tenant compte de la superposition au niveau des prélèvements n° 5-32-33-35-36-38-42-43.

Source : MNHN, Paris

Tableau 38. — Structure de la communauté des vases intertidales.

	Nbre sp.	% sp.	Dgm	Total
Planctonique	1	3,7	+	1,4
Eurytopes	2	7,4	1,4	
Psammophiles :				
— épipsammiques	3	11,1	8,6	
— mésopsammiques	2	7.4	0,1	14,0
— endopsammiques	4	14,8	5,3	
Limicoles :				
— épipéliques	4	14,8	48,4	80,9
— endopéliques	11	40,7	38,5	

Les mésopsammiques sont évidemment mal à l'aise dans ces sédiments très envasés et, n'était la présence de *H. junodi* (très tolérante) dans leurs rangs, leur dominance globale serait insignifiante.

Les 27 espèces principales sont réparties dans 6 familles, les **Cletodidae** comprenant **11** formes à eux seuls (tableau 39). Mais, quantitativement, ce sont les **Tachidiidae** qui l'emportent, grâce à *M. fallax*.

Tableau 39. — Principales familles de la communauté des vases intertidales.

	Nbre sp.	% sp.	D globale
Canuellidae	1	3,7	0,3
Ectinosomidae	5	18,5	16,4
Tachidiidae	3	11,1	44,1
Diosaccidae	4	14,8	8,7
Cletodidae	11	40,7	19,7
Laophontidae	3	11,1	7,3

Du point de vue de l'euryhalinité, la communauté des vases intertidales est composée en majorité d'espèces euryhalines (*sensu lato*). Sur les 27 espèces principales (tableau ci-dessous), une seule est orthosténohaline : *H. distinctum*. D'après le classification de Kinne, nous avons la composition suivante :

	Nbre sp.
marine orthosténohaline	1
marines polyhalines	14
marines euryhalines	3
euryhalines	6
holeuryhalines	3

Parmi les espèces dominantes, *H. cooperatum*, *M. fallax*, *C. smirnovi* et *A. intermedia* ont été rangées dans les **marines polyhalines**, c'est-à-dire qu'elles supportent des variations de salinité allant de 18 à 35 ‰. *Ps. minor* et *E. propinquum* semblent pouvoir supporter des salinités descendant jusqu'à 8 ou 10 ‰ : elles sont **marines euryhalines**. Les espèces qui supportent des salinités plus faibles (entre 3 et 30 ‰) sont appelées « **endémiques des estuaires** » par Kinne (1971) ; la majorité des espèces dominantes en fait partie : *H. curticorne*, *St. (D.) palustris bispinosa*, *E. gariene*, *P. nanus*, *Pl. littoralis*.

Enfin, *N. palustris* peut être considérée comme **holeuryhaline**, en ce sens qu'elle supporte à peu près toutes les salinités, des eaux douces à l'eau de mer. Il semble cependant qu'elle préfère, ici, les eaux dessalées et plus euryhalines des estuaires.

Source : MNHN, Paris

Les 27 espèces principales constituent donc l'essentiel du peuplement de la communauté des vases intertidales. Mais, en dehors de ces espèces, d'autres formes peuvent être rencontrées en quantité parfois importante, plus particulièrement dans les vases sableuses : *Ectinosoma normani*, *Microarthridion littorale*, *Tachidiella minuta*, *Cletodes limicola*, *C. tenuipes*, *Enhydrosoma buchholtzi*, etc...

En conclusion du travail sur les Harpacticoïdes des Nauteries (Bodin, 1973), je faisais remarquer que, plus les stations sont proches, géographiquement, les unes des autres, plus le pourcentage d'espèces communes est élevé. Ce point de vue, exprimé également par Soyer (1971), est confirmé par l'examen du tableau 23 réunissant les coefficients de corrélation qualitative des divers faciès : si l'on considère comme stations-types des peuplements V_I, V_{II} et V_{III} respectivement Châtelaillon, Yves et Les Nauteries, on constate que le pourcentage d'espèces communes entre Châtelaillon et Les Nauteries est relativement faible. Il y a donc bien, comme dit Soyer, « évolution progressive, qualitative et quantitative, du peuplement à l'intérieur de la communauté » en fonction, ici, de la teneur en sable du sédiment et de l'euryhalinité du biotope.

En résumé, la plupart des 27 espèces constituant la base faunistique de la communauté sont présentes dans les trois faciès, mais la forte proportion de sable dans la vase de Châtelaillon, ainsi que son euryhalinité relativement faible, amènent la prédominance d'espèces électives des sables fins envasés, comme *Enhydrosoma propinquum*, ou d'espèces vasicoles tolérantes, comme *Halectinosoma cooperatum* et *Cletodes smirnovi*. Dans les vases, plus euryhalines et à faible teneur en sable, de mode calme (Yves et Fouras), ces espèces ne disparaissent pas et peuvent même rester dominantes (*H. cooperatum*) ; mais ce sont les espèces électives ou préférantes des vases presque pures, telles *Microarthridion fallax*, qui deviennent prédominantes. Certaines formes épipsammiques, relativement indépendantes du substrat, peuvent s'y développer facilement (*Pseudobradya minor*). L'euryhalinité plus élevée semble être à l'origine de l'importance prise par des formes vasicoles comme *Halectinosoma curticorne*, *Stenhelia (D.) palustris bispinosa*, *Nannopus palustris* ou *Platychelipus littoralis*. Enfin, dans les vases d'estuaires proprement dites, ces dernières atteignent leur développement maximal, avec des formes endémiques comme *Enhydrosoma gariene*, au détriment des espèces moins euryhalines (*Ps. minor*, *H. cooperatum*, *A. intermedia*). Faure (1970) signale également un « faciès de dessalure » en ce qui concerne la macrofaune, avec des espèces comme *Nereis diversicolor*, *Scrobicularia plana* et *Corophium arenarium*.

En dehors des 27 espèces principales, la plupart des formes recensées dans la communauté confirment ces résultats. Par ailleurs, nous avons vu que quelques unes d'entre elles pouvaient appartenir à la faune dulçaquicole oligohaline et sont accidentelles dans ces vases marines. De même, certaines espèces, telles *Ectinosoma melaniceps*, *Tachidiella minuta*, *Stenhelia (St.) aemula*, *Typhlamphiascus confusus*, *Amphiascoides subdebilis*, *Cletodes limicola*, *C. tenuipes*, *Enhydrosoma curvirostre*, *E. sarsi*, *Heteropsyllus major*, *Stylicletodes longicaudatus*, *Paronychocamptus curticaudatus*, se trouvent habituellement plutôt dans la zone sublittorale, ou plus profondément encore. Elles ne parviennent à maintenir quelques individus dans les vases eulittorales que grâce à l'homogénéité de ce substratum. En macrofaune, la remontée d'espèces profondes (*Sternaspis scutata* ,*Turitella tricarinata*) avait d'ailleurs été remarquée à Châtelaillon par Faure (1970).

La communauté des vases intertidales a été rencontrée, de façon souvent fragmentaire, un peu partout dans le monde. Parmi les travaux les plus récents, on peut retenir quelques chiffres intéressants :

Sur les 30 espèces recensées par Lorenzen (1969) dans son travail sur les Harpacticoïdes des marais salants et des étendues de vase du littoral de la Mer du Nord, 16 formes, dont 9 classées « principales » ici, sont connues de la communauté des vases intertidales, plus deux ou trois vicariantes (*Canuella furcigera*, *Stenhelia palustris*, *Mesochra lilljeborgi*).

Sur un total de 60 espèces récoltées dans divers biotopes de la côte est de l'Irlande, O'Riordan (1971) cite 25 formes rencontrées dans les vases intertidales charentaises, dont 14 sont classées « principales » dans la communauté, et plusieurs vicariantes importantes.

Dans les sédiments très variés de l'estuaire de la rivière Exe (Angleterre), Wells (1963) a recensé 92 espèces d'Harpacticoïdes : 27 sont communes à mes peuplements de vase et, parmi elles, 14 formes ont été classées « principales » dans la liste des espèces composant la base faunistique de la communauté qui vient d'être définie, sans parler des vicariantes.

Source : MNHN, Paris

La plupart des espèces « principales » se trouve également, aveo quelques vicariantes, dans la vase de Hamble Spit, prés de Southampton (Barnett, 1968).

On peut citer encore les vases plus ou moins saumâtres de la zone eulittorale des côtes allemandes (Mer du Nord, Baie de Kiel), en particulier les biotopes abrités (« lenitische Lebensräume »).

En Mer Noire, 18 espèces, sur un total de 48, se retrouvent dans les vases du littoral charentais (Por, 1960).

Cependant, la plupart de ces études ont été faites uniquement à partir d'analyses qualitatives des peuplements, ce qui, de l'avis de Soyer et du mien, est insuffisant pour mettre en relief l'importance réelle des espèces principales et les différents faciés existants.

Il semble donc bien que, à l'échelle de la méiofaune, et plus particuliérement en ce qui concerne les Copépodes Harpacticoïdes, il existe une communauté des vases intertidales, avec un noyau d'espèces que l'on peut qualifier de caractéristiques (au sens large), et une base faunistique que l'on retrouve, à quelques vicariantes près, sur toutes les côtes européennes. Nul doute qu'une telle communauté doit exister également dans d'autres régions du globe, avec sans doute une proportion accrue de vicariantes.

A cette communauté doit logiquement faire suite, vers le large, la série de trois communautés définies par Por (1960, 1964*a*, 1964*b*, 1965) à partir de l'analyse qualitative des prélévements qu'il a effectués en Mer Noire, en Méditerranée orientale et sur les côtes scandinaves, à savoir (d'après Soyer, 1971) :

— La communauté des vases sublittorales, dont les espéces caractéristiques appartiennent généralement aux genres *Bradya*, *Stenhelia*, *Haloschizopera*, *Enhydrosoma* et *Cletodes*. Quelques espéces appartenant à ces deux derniers genres peuvent d'ailleurs, nous l'avons vu, être représentées par quelques individus dans les vases intertidales.

— Une communauté de transition, dans laquelle, aux espèces ci-dessus, s'ajoutent des représentants des genres *Typhlamphiascus* et *Eurycletodes*.

— Enfin, la communauté des vases profondes (bathyales et abyssales), caractérisée par la présence de Cerviniidae et de Cletodidae. Cette dernière communauté a d'ailleurs déjà été en partie reconnue dans le golfe de Gascogne (Bodin, 1968*c*).

B. — COMMUNAUTÉ DES SABLES INTERTIDAUX

1. — Faciés des sables vaseux de mode semi-abrité, à *Asellopsis intermedia*.

Halectinosoma herdmani est également préférante de ce peuplement, mais elle est aussi caractéristique de la communauté des sables fins infralittoraux définie par Soyer (1971). Je préfére donc donner à ce faciés uniquement le nom de l'espéce *A. intermedia*, ce qui traduira encore mieux la dominance extraordinaire de cette forme.

Ce faciés a été déterminé à partir de l'analyse quantitative de 26 prélèvements provenant de cinq stations différentes :

Châtelaillon	: 3
Yves	: 2
Fouras-Nord	: 3
Aytré	: 14
Rivedoux	: 4

Ces prélèvements proviennent tous de sédiments dont la teneur en vase est très variable d'une station à l'autre, mais oú le sable fin reste prédominant. La localisation des échantillons suffit à montrer que les « sables gris » d'Aytré représentent le biotope typique de ce faciès. La présence de prélèvements

Source : MNHN, Paris

effectués dans les « vases » de Fouras-Nord et Yves, dans ce peuplement, indique à quel point ces « vases » sont parfois à la limite entre les vases sableuses et les sables vaseux. Il est également remarquable de constater que ce sont les prélèvements du 14 mai 1968 qui, à Yves comme à Fouras, ont un caractère sablo-vaseux. L'hydrodynamisme ne semble cependant pas en cause, la mer étant « calme à belle » durant les quelques jours précédents.

1) *Composition faunistique*

a) *Généralités*

153 950 Harpacticoïdes ont été récoltés dans ces 26 prélèvements, dont 52 878 ont été déterminés. 64 espèces différentes sont représentées, ce qui correspond à un indice de diversité général de 6,3 pour l'ensemble du peuplement. C'est l'indice le plus élevé que j'ai enregistré sur le littoral charentais.

Ces 64 espèces sont réparties dans 14 familles, dont les cinq plus importantes constituent 99,2 % du peuplement.

Tableau 40. — Principales familles du faciés des sables vaseux.

	D globale	Nbre sp.	% sp.
Canuellidae	2,3	1	1,6
Ectinosomidae	4,0	12	18,7
Tachidiidae	2,5	4	6,2
Cletodidae	0,8	13	20,3
Laophontidae	89,6	8	12,5
	99,2	38	59,3

Dans ces sables vaseux, les **Laophontidae** dominent largement; ils représentent 89,6 % du peuplement, avec seulement 8 espèces, soit 12,5 % du nombre total. Mais ceci est dû uniquement à *Asellopsis intermedia* qui représente, à elle seule, 89,5 % des Harpacticoïdes de ce peuplement. C'est, de loin, la plus forte dominance que j'ai rencontrée sur le littoral charentais, et l'on peut en déduire dès l'abord que les sables vaseux constituent un biotope aux caractéristiques fortement typées.

Les **Ectinosomidae**, grâce à la fraction sableuse dominante du sédiment, sont représentés par 12 espèces, soit 18,7 % du nombre total. Leur dominance globale reste cependant assez faible : 4 %. Les espèces les plus abondantes sont *Halectinosoma herdmani* et *Arenosetella incerta*, qui constituent respectivement 3 % et 0,6 % du peuplement.

Les **Tachidiidae** viennent au troisième rang, quantitativement, dans l'ordre des familles. Avec 4 espèces (6,2 % du nombre total), ils représentent 2,5 % du peuplement. Le pourcentage de vase parfois élevé de ces sables permet en effet le maintient de *Microarthridion fallax*, qui constitue 1,7 % de la population.

Les **Canuellidae** sont représentés uniquement par *Canuella perplexa*, qui constitue, à elle seule, 2,3 % du peuplement.

Enfin, bien qu'ils soient représentés par 13 espèces, soit 20,3 % du nombre total, les **Cletodidae** ont une dominance globale extrêmement faible (0,8 %), dûe essentiellement à deux espèces : *Tryphoema bocqueti* et *Enhydrosoma propinquum*, qui constituent respectivement 0,6 % et 0,1 % du peuplement.

Les individus indéterminés ne représentent globalement que 0,1 % des Harpacticoïdes.

b) *Espèces dominantes*

Le caractère très « spécialisé » de ce faciès se traduit par le fait que l'on n'y trouve que 4 espèces dont la dominance générale moyenne soit supérieure à 1 %. Pour deux d'entre elles, cette dominance est égale ou supérieure à 3 %. Elle ne dépasse 10 % que pour *Asellopsis intermedia* (tableau 41).

Ces 4 espèces, soit 6,2 % du nombre total, représentent, à elles seules, 96,5 % de la faunule harpacticoïdienne (dont 89,5 % pour *A. intermedia*). Aucune d'entre elles n'a un indice de fidélité

Source : MNHN, Paris

qui lui permette d'être considérée comme caractéristique, ni même élective de ce faciès. 2 espèces sont préférantes et constantes : *Asellopsis intermedia* et *Halectinosoma herdmani* ; les deux autres sont accompagnatrices : *Canuella perplexa* et *Microarthridion fallax*. Nous avons vu, en effet, que *M. fallax* était préférante des vases de mode calme, et nous verrons que *C. perplexa* est élective des sables propres. Cependant, *C. perplexa* est ici constante, tandis que *M. fallax* est seulement fréquente.

A. intermedia a été rencontrée dans tous les prélèvements sans exception.

c) *Espèces non-dominantes*

11 espèces, soit 17,2 % du nombre total, ont une dominance générale moyenne égale ou supérieure à 0,1 %. J'y ajouterai une espèce dont la fréquence est supérieure à 25 %, ce qui constitue un groupe de 12 espèces non-dominantes, soit 18,7 % du nombre total (tableau 41, v. p. 000).

Parmi ces 12 espèces, 10 ont été rencontrées dans plus de 25 % des échantillons, et 3 d'entre elles (en caractères gras) ont une fréquence supérieure à 50 % : *Pseudobradya minor*, *Ps. beduina*, *Arenosetella incerta*, *Tachidius discipes*, **Thompsonula hyaenae**. *Harpacticus flexus*, *Stenhelia (D.) palustris bispinosa*, *Cletodes smirnovi*, **Enhydrosoma propinquum**, **Tryphoema bocqueti**, *Paronychocamptus nanus* et *Platychelipus littoralis*.

L'une de ces 12 espèces peut être considérée comme élective : *H. flexus*. Avec *Halectinosoma herdmani*, elle caractérise la communauté des sables fins infralittoraux définie par Soyer (1971). Les autres formes non-dominantes sont accompagnatrices. Comme nous pouvons le voir, la plupart de ces accompagnatrices (*Ps. minor*, *St. (D.) palustris bispinosa*, *C. smirnovi*, *E. propinquum*, *P. nanus*, *Pl. littoralis*) sont des formes électives ou préférantes de la communauté des vases intertidales. Ceci est à mettre en relation avec la teneur en vase parfois élevée de ces sables. Par ailleurs, nous verrons que *Ps. beduina* est préférante des sables propres, dont *Th. hyaenae* est élective, tandis que *A. incerta* et *T. bocqueti* sont électives des sables de haut niveau, dont *T. discipes* est préférante.

Espèces dominantes et non-dominantes représentent le stock des 16 formes principales qui constituent la base faunistique du faciès des sables vaseux de mode semi-abrité.

2) *Structure du peuplement*

Le tableau 42 montre l'énorme supériorité des espèces psammophiles sur les limicoles :

Tableau 42. — Structure du peuplement des sables vaseux.

	Nbre sp.	% sp.	Dgm	Total
Dulçaquicoles	2	3,1	+	
Planctoniques	2	3,1	+	0,6
Phytophiles	7	10,9	0,1	
Psammophiles :				
— épipsammiques	11	17,2	3,7	
— mésopsammiques	10	15,6	1,3	97,3
— endopsammiques	10	15,6	92,3	
Limicoles :				
— épipéliques	5	7,8	1,7	1,9
— endopéliques	12	18,7	0,2	

Les deux formes **dulçaquicoles** : *Epactophanes richardi* et *Bryocamptus minutus*, sont évidemment accidentelles dans ce biotope. Elles peuvent cependant témoigner de la présence de nombreux marais d'eau douce dans l'arrière-pays.

Les deux espèces **planctoniques** sont, une fois de plus, *Longipedia rosea* et *Euterpina acutifrons*, mais elles sont, ici, rares et très peu abondantes.

Source : MNHN, Paris

Les formes **phytophiles** sont assez nombreuses : *Ectinosoma melaniceps, Harpacticus gracilis, Tisbe furcata, Parathalestris irelandica, P. dovi, Rhynchothalestris rufocincta, Ameiropsis brevicornis.* Mais leur dominance globale n'excède pas 0,1 %. Elles sont d'ailleurs à peu près toutes rares.

Quelques espèces peuvent être considérées comme **eurytopes** : *Tachidius discipes, Ameira scotti, Nitocra typica, Mesochra lilljeborgi* et *Paronychocamptus nanus.* La dominance générale moyenne de *T. discipes* (0,4 %) ajoutée à celle de *P. nanus* (0,1 %) représente la dominance globale de ce contingent. Ce sont d'ailleurs les seules eurytopes fréquentes.

Les formes **psammophiles** sont en majorité : 31 espèces, soit 48,4 % du nombre total. De plus, elles constituent la quasi-totalité du peuplement (97,3 %).

— Les **épipsammiques** : ce contingent est représenté par 11 espèces, soit 17,2 % du nombre total : *Longipedia scotti, Ectinosoma dentatum, Halectinosoma propinquum, H. herdmani, H. paraspinicauda, Halectinosoma sp. 2, Pseudobradya minor, Ps. similis, Ps. beduina, Harpacticus flexus* et *Pseudameira crassicornis.* Parmi elles, *H. herdmani* représente, à elle seule, 3 % du peuplement, ce qui permet aux épipsammiques d'atteindre la dominance globale de 3,7 %. *H. herdmani* est constante, tandis que *Ps. minor* et *H. flexus* sont de récolte fréquente.

— Les **mésopsammiques** : grâce à la forte proportion de sable dans le substratum, ce groupe devient assez considérable, avec 10 espèces (15,6 % du nombre total) : *Arenosetella incerta, Arenosetella littoralis, Psammotopa phyllosetosa, Kliopsyllus constrictus s. str., Apodopsyllus arenicolus, Evansula incerta, Leptastacus laticaudatus intermedius, Paraleptastacus spinicauda, Tryphoema bocqueti* et *Laophontina acantha.* Malgré la dominance moyenne de *A. incerta* (0,6 %) et celle de *T. bocqueti* (0,6 %), ce contingent ne représente encore que 1,3 % du peuplement. On peut s'étonner que, dans ces sables fins vaseux, ces deux dernières espèces soient assez fréquentes, mais elles se rencontrent également dans la vase, moins fréquemment il est vrai.

— Les **endopsammiques** : 10 espèces, soit 15,6 % du nombre total, sont à rattacher à ce groupe : *Longipedia weberi, Canuella perplexa, Thompsonula hyaenae, Cletodes tenuipes, Enhydrosoma propinquum, E. curvirostre, Asellopsis intermedia, Normanella minuta, N. tenuifurca* et *Pilifera gracilis.* Grâce à la présence de *A. intermedia* (Dgm = 89,5 %) dans ses rangs, ce contingent constitue, à lui seul, 92,3 % du peuplement des sables vaseux. Bien qu'encore peu abondante, *C. perplexa* est déjà constante, de même que *A. intermedia* qui trouve visiblement là son biotope d'élection. *Th. hyaenae* et *E. propinquum* sont très fréquentes. Les autres espèces endopsammiques sont rares.

Les formes **limicoles** sont encore nombreuses : 17 espèces, soit 26,6 % du nombre total. Mais elles ne représentent plus que 1,9 % de la population.

— Les **épipéliques** : ce contingent ne compte que 5 espèces (7,8 % du nombre total) : *Microarthridion fallax, Stenhelia (D.) palustris bispinosa, Stenhelia (D.) sp., Psyllocamptus minutus s. str.* et *Sarsameira peresi.* La dominance moyenne de *M. fallax* (1,7 %), favorisée par la présence de la vase, représente, à elle seule, la dominance globale du groupe. Cette forme n'est cependant que fréquente, comme *St. (D.) palustris bispinosa.*

— Les **endopéliques** : composé en majorité de Cletodidae, c'est le groupe qualitativement le plus important, avec 12 espèces, soit 18,7 % du nombre total : *Halectinosoma cooperatum, Cletodes limicola, C. smirnovi, Enhydrosoma buchholtzi, E. longifurcatum, E. gariene, E. caeni, Nannopus palustris, Heteropsyllus major, Stylicletodes longicaudatus, Laophonte longicaudata* et *Platychelipus littoralis.* Cette dernière est la plus importante : elle représente 0,1 % du peuplement, ce qui ne donne encore qu'une dominance globale de 0,2 % pour les 12 endopéliques. A part *C. smirnovi,* qui est fréquente dans ce faciès, les autres formes endopéliques sont rares.

En ce qui concerne la tolérance aux variations de salinité des espèces dominantes, nous savons que *M. fallax* et *A. intermedia* sont **marines polyhalines** et que *C. perplexa* est **holeuryhaline.** Quant à *H. herdmani,* elle peut être considérée comme **marine euryhaline.**

Parmi les autres espèces, beaucoup sont marines polyhalines ou marines euryhalines. On trouve encore plusieurs formes endémiques des estuaires, mais leur importance dans ce peuplement est, ou bien très faible (*St. (D.) palustris bispinasa, P. nanus, Pl. littoralis*), ou insignifiante.

3) *Hétérogénéité du peuplement*

Nous l'avons vu, les prélèvements qui constituent ce faciès proviennent de cinq stations différentes, dont une dans l'île de Ré. De plus, bien que la plupart aient été effectués en 1968, les prélève-

Source : MNHN, Paris

ments s'étalent sur une période allant d'octobre 1965 à mars 1969. On pourrait donc s'attendre à ce que le peuplement soit très bétérogène. Nous allons voir que, si cela est vrai du point de vue qualitatif il n'en est rien du point de vue quantitatif.

a) *Variations qualitatives*

L'indice de diversité général, bien qu'encore faible, est le plus élevé de ceux des six peuplements étudiés (6,3). Les indices extrêmes en sont assez éloignés : l'indice minimum, que l'on rencontre dans beaucoup de prélèvements de ce faciès. n'est que de 0,8, tandis que l'indice maximum n'est que de 3,9. Ces chiffres traduisent bien l'inconstance de la composition qualitative d'un échantillon à l'autre, le nombre d'espèces variant de 5 à 22.

14 espèces seulement, soit 21,9 % du nombre total, ont une fréquence supérieure à 25 % ; 6 d'entre elles (9,4 % du nombre total) ont été trouvées dans plus de 50 % des échantillons. 3 espèces seulement (4,7 %) ont une fréquence supérieure à 75 %. Deux espèces classées parmi les principales sont rares (*Pseudobradya beduina* et *Platychelipus littoralis*). Le milieu apparaît donc comme hautement « spécialisé », une seule espèce (*A. intermedia*) s'y développant abondamment, et son homogénéité qualitative est médiocre.

b) *Variations quantitatives*

L'homogénéité quantitative est déjà démontrée par la valeur du pourcentage minimum moyen de faune commune entre deux prélèvements, qui s'élève à 74 %. Ceci s'explique par le fait que près de 90 % de la population est représenté par une seule espèce très constante.

Cette homogénéité se trouve d'ailleurs confirmée par le classement selon l'indice biologique de Sanders : 50 espèces, soit 78 % du nombre total, ont été classées au-moins une fois dans les dix premières d'après leur dominance partielle. 12 d'entre elles, soit 24 % (ou 18,7 % du nombre total) ont été classées dans plus de 25 % des prélèvements, et 6 (soit 9,4 % du nombre total) l'ont été avec une fréquence supérieure à 50 %. Le faible pourcentage d'espèces classées dans plus de 25 % des échantillons confirme l'hétérogénéité qualitative du peuplement des sables vaseux.

c) *Variations d'une station á l'autre.*

A Châtelaillon, l'importance de *H. herdmani* peut approcher celle de *A. intermedia*, et même la dépasser. A Yves et Fouras-Nord, oú la proportion de vase est plus importante, c'est *M. fallax* qui peut avoir une dominance inbabituelle. Dans les sables plus propres de Rivedoux, ce sont les espèces *C. perplexa*, *H. herdmani*, *Th. hyaenae* et *T. bocqueti* qui voient leur importance accrue par rapport à celle de *A. intermedia*, qui obtient sa dominance maximum à Aytré.

d) *Variations d'un point á un autre de la station d'Aytré*

Les prélèvements d'Aytré qui composent ce peuplement ont été effectués à différents niveaux de la plage. Plusieurs de ces niveaux ont parfois été prospectés à la même date. Le tableau 43 montre les dominances des espéces principales suivant ces paramètres.

Plusieurs conclusions s'imposent : *C. perplexa* ne revêt une certaine importance qu'au bas (à la rigueur au milieu) de l'estran. Il en va de même pour *H. herdmani*. *M. fallax*, quant à elle, n'est présente que dans le banc de « vase » ou aux abords immédiats. *A. intermedia* a une dominance de plus en plus élevée au fur et à mesure que l'on se rapproche du baut de l'estran ; même dans le banc de « vase », cette dominance ne faiblit guère. *A. incerta* et *T. bocqueti*, espèces interstitielles, sont évidemment plus importantes vers le haut de l'estran ; cependant, *A. incerta* apparaît avec des dominances non-négligeables dès le milieu de l'estran.

La composition faunistique peut donc varier légèrement selon le niveau oú l'on se trouve.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 43. — Dominance de quelques espèces à différents niveaux de la plage d'Aytré (BE = bas estran, ME = milieu de l'estran, HE = haut de l'estran, BV = banc de « vase », ZR = zone de résurgence).

Date	15/3/68		13 mai 1968			30/7/68		26 sept. 1968		
N° du prélèvt	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59
Niveau	BE	ZR	BE	BV	ZR	ME	HE	BE	ME	HE
C. perplexa	7,6	0,4	1,6	0,1	—	7,6	2,7	9,7	0,6	0,7
H. herdmani	3,5	0,1	8,1	1,0	0,3	4,2	—	29,6	2,3	0,9
M. fallax	—	—	—	7,0	—	—	2,9	—	—	1,1
A. intermedia	88,7	96,2	89,2	87,1	95,4	79,8	81,5	56,8	95,9	90,4
A. incerta	0,1	1,1	0,1	—	1,8	6,7	3,0	—	1,0	4,7
T. bocqueti	0,1	0,3	—	0,2	0,6	0,7	—	—	—	0,1

e) *Variations saisonnières*

Pour apprécier les variations saisonnières du peuplement, il faut donc comparer des niveaux semblables. Les prélèvements d'Aytré réalisant un cycle annuel complet, les variations saisonnières seront étudiées au niveau du milieu de l'estran ou, à défaut, du bas de l'estran de cette plage. Le tableau 44 indique les différentes dominances de quelques espèces à ces niveaux.

TABLEAU 44. — Variations saisonnières de quelques espèces de la plage d'Aytré.

Date	3/68	5/68	7/68	9/68	11/68	1/69
N° du prélèvt	50	52	55	58	61	63
C. perplexa	7,6	1,6	7,6	0,6	1,0	1,3
H. herdmani	3,5	8,1	4,2	2,3	5,1	5,8
A. incerta	0,1	0,1	6,7	1,0	—	+
A. intermedia	88,7	89,3	79,8	95,9	92,1	91,3
T. bocqueti	0,1	—	0,7	—	—	0,1

Il ressort de ce tableau que, à Aytré, dans la zone moyenne, la proportion de *C. perplexa* était plus importante au début du printemps et en été que le reste de l'année. *H. herdmani* semble accuser une baisse de dominance en été, époque où *A. incerta* est abondante. *A. intermedia* est peut-être plus abondante dans la seconde moitié de l'année, mais ne diminue de façon significative qu'à la fin de juillet. En fait, il n'y a guère que les dominances de *C. perplexa* et *H. herdmani*, à la rigueur celle de *A. incerta*, qui semblent pouvoir changer de façon appréciable, et l'aspect du peuplement ne varie guère d'une saison à l'autre, ni même d'une année sur l'autre.

Par contre, du point de vue de la densité, le tableau 45 (v. p. 000) montre des variations très importantes : que ce soit à Fouras ou à Aytré, la population présente un premier maximum au printemps et un second en été. A Aytré, deux autres pics sont enregistrés en novembre et janvier. Le nombre moyen d'individus, pour 500 cm^3 de sédiment, est de 5 921.

4) *Peuplements affines*

Nous avons vu que le faciès des sables vaseux comportait des prélèvements qui, à Aytré surtout, peuvent remonter jusqu'au niveau de la zone de résurgence. Il est donc normal que la faune de ce faciès ait de fortes affinités avec celle des sables de haut niveau tout proche : les deux peuplements ont un coefficient de corrélation qualitative de 43,5 % Il n'y a pas d'autre peuplement comparable sur cette côte, si ce n'est le petit groupe des trois prélèvements de Rivedoux qui font la transition avec les sables propres. Les vases de mode calme et d'estuaires ont également un fort pourcentage d'espèces communes (respectivement 43 % et 40,8 %) avec les sables vaseux, mais la corrélation est uniquement qualitative.

Source : MNHN, Paris

Par ailleurs, ce peuplement est proche de la communauté des sables fins infralittoraux à *Halectinosoma herdmani* et *Harpacticus flexus* définie par Soyer en Méditerranée occidentale ; mais ces deux espèces ont une dominance bien moindre ici, de même que *Thompsonula hyaenae*. Par contre, *A. intermedia*, bien que caractéristique de cette communauté sur la côte des Albères, n'y trouve sans doute pas une proportion de vase suffisante pour s'y développer aussi bien qu'ici. La bathymétrie doit intervenir également comme facteur limitant, car *A. intermedia* est une espèce typiquement eulittorale.

Notre faciès montre également des affinités intéressantes avec la communauté à *Asellopsis* mise en évidence par Por (1964*a*) sur des sables vaseux du plus haut niveau de la zone sublittorale : en Mer du Nord, *A. hispida* s'ajoute à *A. intermedia*, tandis qu'en Mer Noire, Por signale deux endémiques : *A. sarmatica* et *A. bacescoi*. Sur des fonds moins envasés, à Banyuls, Soyer rencontre *A. duboscqui*, espèce endémique de la Méditerranée. Ces deux auteurs ajoutent *Canuella perplexa* ou *C. furcigera* comme espèces caractéristiques de cette communauté à *Asellopsis*, les substrats prospectés étant sans doute moins envasés que les sables vaseux du littoral charentais.

Noodt (1957) signale *A. intermedia* comme espèce dominante des milieux sablo-vaseux de la côte allemande, à condition que ceux-ci ne soient pas trop dessalés. Comme sur le littoral charentais, le Laophontidae est accompagné de *Canuella perplexa*, *Harpacticus flexus*, *Tachidius discipes*, *Paronychocamptus nanus*, etc..., avec, comme vicariantes, *Microarthridion littorale*, *Arenosetella tenuissima*, etc...

En Angleterre, dans l'estuaire de l'Exe, Wells (1963) signale *A. intermedia* comme très commune dans les sables vaseux. Sur la plage moins abritée et moins riche en pélites de Firemore (Écosse), Lasker *et al.* (1970), et McIntyre et Murison (1973) décrivent une communauté également proche de notre faciès, où *Tryphoema bocqueti* est dominant et où *A. intermedia* voisine avec *Pseudobradya minor*, *Kliopsyllus constrictus*, etc..., Les interstitielles y sont plus abondantes, car le sable y est plus propre.

En ce qui concerne la **macrofaune**, à Aytré, Callame (1961*a*) et Faure (1970) ont établi que ce sédiment sablo-vaseux était occupé par un peuplement caractéristique à *Arenicola marina*, *Cardium edule*, *Macoma baltica*, *Nephtys hombergi* et *Glycera convoluta*. La superposition de ce faciès avec la zone à Arénicoles est d'ailleurs signalée par Noodt (1957).

5) *Conclusions*

Le faciès des sables vaseux à *Asellopsis intermedia*, avec seulement quatre espèces dominantes, se révèle bautement « spécialisé ». Il ne compte qu'une espèce élective et deux préférantes, dont *A. intermedia*.

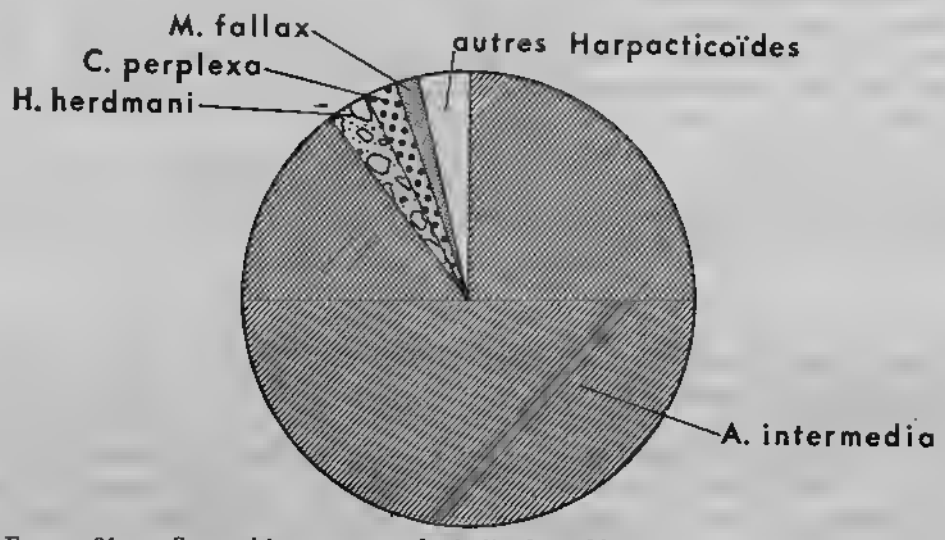


Figure 21. — Composition moyenne du faciès des sables vaseux de mode semi-abrité.

Source : MNHN, Paris

Malgré son hétérogénéité qualitative, le peuplement est quantitativement très homogène. Il est constitué presqu'uniquement (97,3 %) de formes psammophiles, parmi lesquelles *A. intermedia* (endopsammique) compte pour 89,5 % à elle seule. La fraction pélitique est suffisamment importante, cependant, pour que de nombreuses espèces limicoles puissent s'y rencontrer de façon plus ou moins sporadique. La teneur en vase est tout de même assez faible pour permettre aux espèces typiquement interstitielles de faire une modeste apparition. Le milieu est en général à dominante marine polyhaline.

Les différents aspects que peut prendre ce faciès sont plus fonction du niveau où l'on se trouve dans la zone intertidale que de la saison où sont faits les prélèvements.

A l'échelle mondiale, il semble que le faciès sablo-vaseux corresponde bien à une réalité biocénotique très répandue, au-moins en Europe.

II. — Faciès des sables fins propres, de mode battu, à *Thompsonula hyaenae* et *Canuella perplexa*.

Pour rencontrer ce faciès, j'ai dû prospecter les plages de sable propre de l'île de Ré, en particulier la côte sud de l'île, directement exposée à la houle du large. Ce peuplement a donc été défini à partir de l'analyse de 15 prélèvements provenant presque tous de La Couarde :

La Couarde : 13
Rivedoux : 2

Les deux prélèvements de Rivedoux ont été effectués vers le ponton d'embarquement, au niveau + 1 m (figure 12), où la teneur en pélites est très faible et l'hydrodynamisme plus violent. Ceux de La Couarde proviennent tous du bas de l'estran, pratiquement dépourvu de vase.

Bien que moins typique que les autres (il ne contenait que 74 individus), le prélèvement n° 91 présente suffisamment d'affinités pour être inclus dans ce peuplement.

1) *Composition faunistique*

a) *Généralités*

Les 15 prélèvements ont livré environ 93 325 Harpacticoïdes, dont 18 237 ont été déterminés. 34 espèces ont été recensées, ce qui correspond à un indice de diversité général de 3,4 ; c'est le plus faible indice enregistré sur le littoral charentais.

Ces 34 espèces sont réparties dans 13 familles dont trois, seulement, sont importantes et constituent 99,1 % du peuplement :

	D globale	Nbre sp.	% sp.
Canuellidae	40,4	1	2,9
Ectinosomidae	2,3	6	17,6
Tachidiidae	56,4	2	5,9
	99,1	9	26,4

Les **Tachidiidae** constituent la famille dominante, avec 56,4 % du peuplement. Ils ne sont pourtant représentés que par deux espèces : *Thompsonula hyaenae*, qui représente, à elle seule, 55,8 % du peuplement, et *Euterpina acutifrons*.

Les **Canuellidae** sont toujours représentés par l'unique espèce *Canuella perplexa*, qui constitue 40,4 % du peuplement à elle seule.

Les **Ectinosomidae** ont une diversité spécifique plus élevée, avec 6 espèces, soit 17,6 % du nombre total. Grâce à des formes telles que *Halectinosoma propinquum* (0,9 %), *Pseudobradya beduina* (0,5 %) et *Ectinosoma melaniceps* (0,4 %), la famille atteint la dominance globale de 2,3 % du peuplement.

Source : MNHN, Paris

Ces caractéristiques nous montrent déjà que nous sommes, là encore, dans un milieu bautement « spécialisé », aux caractères fortement typés.

b) *Espéces dominantes*

Deux espèces, seulement, soit 5,9 % du nombre total, ont une dominance générale moyenne supérieure à 1 % : *Thompsonula hyaenae* et *Canuella perplexa*. Nous avons vu que toutes deux avaient une dominance supérieure à 10 % : elles constituent, en fait, 96,2 % de la population à elles seules. Toutes deux sont électives de ces sables propres, et toutes deux sont constantes ; mais, seule, *C. perplexa* a été récoltée dans tous les échantillons (tableau 46).

c) *Espéces non-dominantes*

10 espèces, soit 29,4 % du nombre total, présentant une dominance générale moyenne supérieure ou égale à 0,1 %, figurent dans le tableau 48. Parmi elles, 5 ont été récoltées dans plus de 25 % des prélèvements, dont 2 (en caractères gras) ont une fréquence supérieure à 50 % : *Halectinosoma propinquum*, **H. herdmani, Pseudobradya beduina**, *Euterpina acutifrons* et *Asellopsis intermedia*.

Des dix espèces non-dominantes, 4 doivent être considérées comme électives d'après leur coefficient de fidélité : *Ectinosoma melaniceps*, *Euterpino acutifrons*, *Tisbe furcata* et *Leptastacus laticaudatue intermedius*. Mise à part *E. acutifrons*, ces formes sont cependant rares dans ce faciès. *Longipedia weberi* et *Pseudobradya beduina* sont préférantes. Les quatre autres espèces non-dominantes sont accompagnatrices : *Halectinosoma propinquum* est préférante des vases sableuses ; *H. herdmani* est préférante des sables vaseux et caractérise la communauté des sables fins infralittoraux décrite par Soyer (1971) ; *Apodopsyllus arenicolus* est préférante des sables de haut niveau ; enfin, *Asellopsis intermedia* est préférante des sables vaseux.

L'ensemble de ces 12 espèces principales (35,3 % du nombre total) constitue la base faunistique des sables fins propres de mode battu.

2) *Structure du peuplement*

Le tableau récapitulatif du classement des espèces en fonction de leur éthologie (tableau 47) montre l'énorme supériorité quantitative des endopsammiques et l'importance qualitative considérable des phytophiles.

Tableau 47. — Structure du peuplement des sables propres.

	Nbre sp.	% sp.	Dgm	Total
Planctonique	1	2,9	0,6	
Phytophiles	11	32,3	0,8	1,4
Eurytope	1	2,9	+	
Psammophiles :				
— épipsammiques	5	14,7	1,7	
— mésopsammiques	7	20,6	0,3	98,5
— endopsammiques	6	17,6	96,5	
Limicoles :				
— épipélique	1	2,9	+	+
— endopéliques	2	5,9	+	

L'unique forme **planctonique** est *Euterpina acutifrons* qui, avec une dominance générale moyenne de 0,6 %, est élective de ce faciès. Cette abondante peut s'expliquer par l'exposition face au large de la plage de La Couarde : les formes planctoniques sont poussées par les courants sur le rivage. C'est ainsi que j'ai trouvé près de 1 100 Cyclopoïdes (genres * *Oithona*, *Oncaea*), Corycaeidae, Clausidiidae et Calanoïdes divers dans le prélèvement n° 81 (le plus diversifié de tous).

* genres aimablement déterminés par A. G. Humes, que je remercie bien sincèrement ici.

Source : MNHN, Paris

Les **phytophiles** sont au nombre de 11, soit 32,3 % du nombre total. Parmi les plus importantes, on peut citer *Ectinosoma meloniceps*, *Tisbe furcata*, *Scutellidium longicauda*, *Parategastes sphaericus*, etc... La diversité spécifique de ce groupe s'explique sans doute par la présence, non loin de la plage de La Couarde, de massifs rocheux couverts d'algues. Les courants et le flot se font les vecteurs des algues en épaves et des espèces phytophiles, dont certains individus restent sur la plage durant la période d'émersion. Mais la dominance globale de ces espèces ne dépasse pas 0,8 % et elles sont toujours rares.

Une espèce (*Paramphiascopsis longirostris*) est considérée généralement comme **eurytope**. Sa dominance générale moyenne est négligeable et elle n'a été récoltée que dans un échantillon.

Les **psammophiles** sont les plus nombreuses : elles comptent 18 espèces, soit 52,9 % du nombre total. Leur prédominance est surtout quantitative car, avec les deux espèces dominantes dans leurs rangs, elles forment 98,5 % du peuplement. On y distingue :

— Les **épipsammiques** : 5 espèces (soit 14,7 % du nombre total) se rattachent à ce groupe : *Halectinosoma propinquum* (fréquente), *H. herdmani* (très fréquente), *Pseudobradya minor*, *Ps. beduina* (très fréquente) et *Harpacticus flexus*. Leur dominance globale s'élève à 1,7 % seulement. Le mode battu de la plage de La Couarde est certainement peu propice à l'installation des épipsammiques sur cette plage.

— Les **mésopsammiques** : grâce à la faible teneur en vase du substrat, les espèces typiquement interstitielles sont au nombre de 7 (soit 20,6 % du nombre total) : *Ameiropsyllus monardi* (genre nouveau), *Apodopsyllus arenicolus*, *Evansula incerta*, *Leptastacus laticaudatus intermedius*, *Paraleptastacus spinicauda*, *Tryphoema bocqueti* et *Loophontina acantha*. Mais le mode de ce faciès ne permet pas leur développement optimal : elles sont toujours rares et ne constituent que 0,3 % du peuplement. L'absence d'espèces des genres *Arenosetella* et *Hastigerella* est à remarquer ; elle est probablement dûe également à un hydrodynamisme trop violent, remaniant sans cesse le sédiment.

— Les **endopsammiques** : seules les formes capables de s'enfouir dans le sable peuvent se développer abondamment sur ce faciès ; elles sont au nombre de 6, soit 17,6 % du nombre total, qui grâce à *Canuello perplexa* (40,4 %) et *Thompsonula hyaenae* (55,8 %), toutes deux constantes, représentent au total 96,5 % du peuplement. On y trouve également *Asellopsis intermedia* (fréquente), *Longipedia weberi* et *Enhydrosoma propinquum*. Enfin, j'ai eu la surprise d'y retrouver *Teissierella massiliensis*, espèce décrite des « sables fins bien calibrés » des environs de Marseille (Bonin, 1964) et rencontrée également près de Banyuls par Soyer. Mais la zone intertidale ne semble pas lui convenir, car elle n'est représentée ici que par deux individus. fl est probable qu'elle se trouve en plus grande abondance dans la zone sublittorale.

Les **limicoles** ne sont plus représentées que par trois espèces, soit 8,8 % du nombre total. Leur dominance globale est d'ailleurs insignifiante et elles sont rares.

Psyllocamptus minutus s. str. est la seule forme **épipélique**, les deux espèces **endopéliques** étant *Halectinosoma cooperatum* et *Laophontopsis lamellifera*. Les Cletodidae ne sont plus représentés dans ce contingent : leur deux représentants sont, l'un mésopsammique, l'autre endopsammique tolérant.

Du point de vue de l'euryhalinité, les espèces principales sont presque toutes **marines polyhalines**. Seules, *Halectinosoma propinquum*, *H. herdmani* et *Tisbe furcata* peuvent être considérées comme **marines euryhalines**, et nous savons que *Canuella perplexa* est **holeuryhaline**.

Les formes euryhalines typiques sont pratiquement absentes de ce peuplement. L'absence de marais dans l'arrière-pays et le fait que les plages de La Couarde et de Rivedoux sont dégagées des influences continentales en sont certainement les principales raisons.

3) *Hétérogénéité du peuplement*

Les échantillons composant ce faciès proviennent presque tous de la plage de La Couarde. De plus, le sédiment est très homogène (voir chapitre I). On pourrait donc légitimement s'attendre à une forte homogénéité du peuplement. Il faut cependant tenir compte du fait que les prélèvements se sont poursuivis sur près de trois ans, d'une part, et que, d'autre part, la proximité de massifs rocheux couverts d'algues peut entraîner un apport considérable de formes phytophiles qui peuvent augmenter anormalement la diversité spécifique. De plus, le mode battu entraîne un remaniement fréquent du sédiment sur une épaisseur relativement grande.

Source : MNHN, Paris

a) *Variations qualitatives*

L'indice de diversité général est, nous l'avons vu, très faible (3,4). Mais les indices extrêmes n'en sont pas très éloignés : le maximum est 4 et le minimum est 0,3. Le maximum a été enregistré pour le prélèvement n° 81, qui comprend le nombre exceptionnel (pour ce faciès) de 20 espèces. Mais, en général, les indices partiels sont voisins de 1. A deux reprises, les échantillons ne comportaient que 2 espèces.

D'autre part, 7 espèces seulement (soit 20,6 % du nombre total) ont une fréquence supérieure à 25 % et, parmi elles, 4 (c'est-à-dire11, 8 %) ont été rencontrées dans plus de 50 % des prélèvements. Seules, les deux espèces dominantes, *C. perplexa* et *Th. hyaenae*, ont une fréquence supérieure à 75 %. 5 des douze espèces principales sont rares.

Le biotope apparaît donc comme hautement « spécialisé », avec une homogénéité qualitative médiocre.

b) *Variations quantitatives*

Le pourcentage minimum moyen de faune commune entre deux échantillons n'est pas des plus élevés, mais il est encore important : 49 %.

Le classement selon l'indice biologique de Sanders confirme cette impression de médiocre homogénéité quantitative : 29 espèces, soit 88 % du nombre total, ont été classées au-moins une fois dans les dix premières d'après leur dominance partielle. Mais, parmi elles, 7 seulement l'on été dans plus de 25 % des échantillons, soit la très faible proportion de 25 % (ou 20,6 % du nombre total). Contrairement aux vases sableuses, qui avaient le même pourcentage moyen de faune commune, les sables fins propres de mode battu ont donc une mauvaise homogénéité quantitative. Ceci est dû principalement, à mon sens, d'une part, au fait que les prélèvements ont été effectués sur une longue période (à La Couarde), et, d'autre part, à l'hydrodynamisme parfois violent qui règne sur cette plage et qui peut modifier profondément la dominance des espèces principales.

Du point de vue de la densité (tableau 48, v. p. 000), on compte en moyenne 6.222 Harpacticoïdes par échantillon de 500 cm³ de sédiment. Mais, selon les prélèvements, ce nombre peut varier de 76 à 26 445 environ.

c) *Variations saisonnières*

Seules, les variations saisonnières des espèces les plus fréquentes peuvent être appréciées de façon significative. Le tableau 49 indique, pour La Couarde, les dominances des six formes principales.

Tableau 49. — Variations saisonnières de quelques espèces de la plage de La Couarde.

Date	10/65	3/66	4/66	8/66	10/67	4/68	6/68	8/68	10/68	12/68
N° du prélèvt	68	69	71	75	77	78	80	81	82	84
C. perplexa	38,1	30,2	9,2	50,9	97,9	18,7	16,8	9,4	64,2	5,3
H. propinquum	—	—	—	0,2	0,8	—	—	14,2	6,1	—
H. herdmani	—	0,2	0,1	0,4	0,4	—	+	3,9	0,6	—
Ps. bebuina	—	0,1	—	0,4	+	3,3	1,1	2,2	0,2	0,1
E. acutifrons	—	—	0,1	—	0,1	—	—	0,8	—	0,1
Th. hyaenae	61,9	69,1	90,6	47,9	0,6	78,0	82,1	44,5	28,9	94,3

Il est évident que les dominances respectives de ces espèces (en particulier *C. perplexa* et *Th. hyaenae*) ne sont pas reproductibles d'une année sur l'autre. En ce qui concerne 1968, la prédominance de *Th. hyaenae* était nettement supérieure à la moyenne en avril, juin et décembre. En octobre, c'est *C. perplexa* qui jouait le premier rôle. Au mois d'août, *Th. hyaenae* était encore prédominante, mais d'autres espèces, telles que *E. melaniceps*, *H. propinquum*, *T. furcata*, avaient une dominance partielle inhabituelle. En automne 1968, le peuplement présentait donc un aspect particulier, où la dominance

Source : MNHN, Paris

de *C. perplexa* dépassait largement celle de *Th. hyaenae*. Cet aspect était encore plus accentué en 1967, alors qu'en 1965 *Th. hyaenae* avait sa dominance habituelle. Celle-ci semble également plus faible au mois d'août (1966 et 1968.)

O'Riordan (1971) note également ce qu'il appelle une « concurrence » entre ces deux espèces, avec une proportion plus forte de *Th. hyaenae* entre novembre et janvier (1966), lorsque *C. perplexa* atteint son minimum.

Sur la plage de La Couarde, en comparant les prélèvements effectués au niveau de demi-marée ou un peu plus bas (nº 67-76-77-83) avec les autres, qui ont été effectués au contact de l'eau, à basse mer, on constate qu'en général la proportion de l'espèce *Th. hyaenae* est plus forte aux plus bas niveaux. Peut-être cette espèce, excellente nageuse, se retire-t-elle en partie au jusant pour revenir avec le flot.

4) *Peuplements affines*

Des six peuplements étudiés dans ce travail, ce sont naturellement les sables vaseux qui présentent le plus d'affinité avec les sables propres : leur coefficient de corrélation qualitative est cependant faible : 29,7 %. Néanmoins, 22 espèces, soit 64,7 %, des sables propres (dont la plupart des espèces principales) se trouvent, en quantité réduite, dans les sables vaseux.

En Méditerranée, un faciès à peu près identique a été observé (Bonin, 1946) dans les « sablss fins bien calibrés » des environs de Marseille : *C. perplexa* était également présente, mais c'est surtout *C. furcigera* qui domine le peuplement ; la vicariante de *Th. hyaenae* est *Teissierella massiliensis*, qui semble moins bien adaptée au mode battu, malgré une convergence étonnante de morphologie. *Halectinosoma propinquum* y présente à peu près la même importance qu'ici.

De même, la communauté des sables fins infralittoraux décrite par Soyer (1971) semble également très proche de notre faciès, avec, cependant, l'absence totale du genre *Canuella*.

En Mer du Nord, l'identité de composition de notre peuplement avec celui du sable fin de la « Bathyporeia-Zone » décrit par Noont (1957) est remarquable, sinon que *Harpacticus flexus* y a une importance qu'elle n'a pas ici.

Sur la côte est de l'Irlande, le peuplement de Seapoint décrit par O'Riornan (1971) est pratiquement identique à celui-ci, mais *C. perplexa* y est généralement plus importante que *Th. hyaenae*.

Un peuplement semblable est également signalé en Angleterre (Anglesey) par Grdnes (1972).

Sur le plan de la **macrofaune**, Faure (1970) définit, à La Couarde, un « peuplement des sables fins de bas niveaux » avec les Mollusques *Tellina fabula, T. tenuis, Spisula subtruncata, Phorus legumen*, les Polychètes *Glycera convoluta, Nephtys hombergi, Owenia fusiformis*, et les Crustacés *Ampelisca brevicornis, Siphonoecetes sabatieri, Iphinoe trispinosa*, etc..., peuplement dont l'aire de répartition couvre exactement la zone des prélèvements ayant servi à définir le faciès des sables fins propres.

5) *Conclusions*

Le peuplement des sables fins propres de mode battu, à *Thompsonula hyaenae* et *Canuella perplexa*, correspond à un faciès très « spécialisé ». Seules, des espèces capables de bien nager ou de s'enfouir dans le sable comme *Th. hyaenae, C. perplexa, H. propinquum* ou *Ps. beduina* peuvent s'y maintenir malgré l'hydrodynamisme parfois intense. Les formes mésopsammiques sont nombreuses mais peu abondantes en raison même de l'intensité de cet hydrodynamisme. Les formes limicoles ont disparu.

De plus, en raison de la proximité de massifs rocheux couverts d'algues, les formes phytophiles y montrent une grande diversité spécifique et affectent d'autant l'homogénéité qualitative du peuplement. L'homogénéité quantitative est également médiocre et la densité peut varier très largement d'un prélèvement à l'autre.

L'aspect estival du peuplement peut montrer une prédominence de *C. perplexa* sur *Th. hyaenae*.

A l'échelle européenne, il s'avère que ce type de peuplement est assez largement répandu et correspond à une réalité biocénotique reconnue par de nombreux auteurs dans la zone intertidale ou en haut de la zone sublittorale. Plus bas, on doit passer progressivement à la communauté des sables fins infralittoraux décrite par Soyer (1971), Por (1959, 1964*a*, 1964*b*), etc...

Source : MNHN, Paris

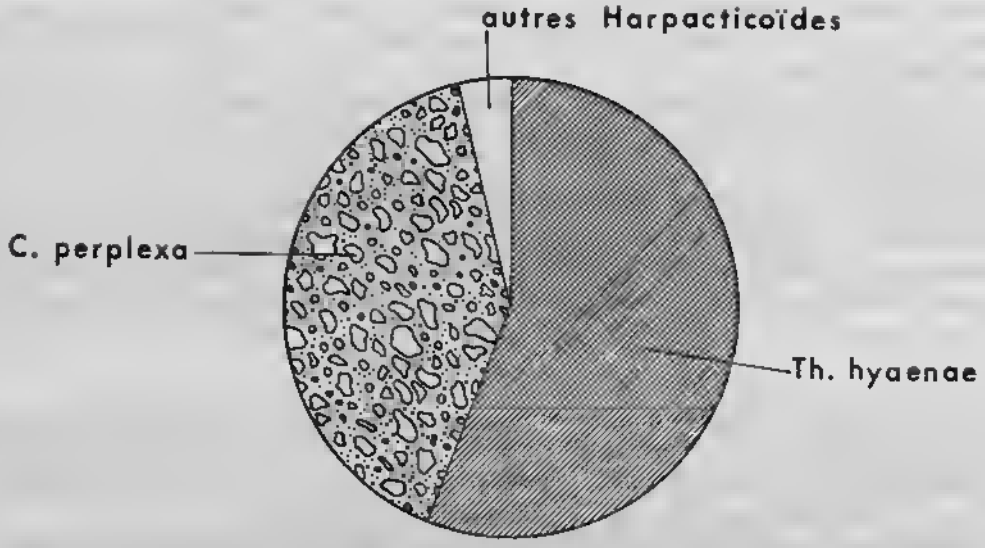


FIGURE 22. — Composition moyenne du faciès des sables fins propres de mode battu.

III. — FACIÈS DES SABLES DE HAUT NIVEAU à *Tryphoema bocqueti* et *Arenosetella incerta*.

Le tableau 53 montre que, dans ce peuplement, *Asellopsis intermedia* présente à peu près la même dominance générale moyenne que les deux espèces ci-dessus. Mais celles-ci sont électives, alors que *A. intermedia* n'est qu'accompagnatrice (elle est préférante des sables vaseux).

Les 7 prélèvements qui ont servi à définir ce faciès proviennent de trois stations différentes :

Yves : 1
Aytré : 3
Rivedoux : 3

Ils proviennent tous de la zone de résurgence et de trous creusés dans l'étage médiolittoral. A ce niveau, le sable propre, plus grossier, est parfois en contact direct, soit avec la vasière (Yves), soit avec un banc de « vase » (Aytré). Il ne faudra donc pas s'étonner de rencontrer des formes limicoles mélangées aux espèces typiquement interstitielles.

En fait, plusieurs autres échantillons se rattachent au faciès des sables de haut niveau ; mais ils comptent moins de 100 individus et ne permettent donc pas des calculs de pourcentages fiables. J'indiquerai néanmoins les espèces particulières à ces échantillons à la fin de cette analyse.

1) *Composition faunistique*

a) *Généralités*

Les 7 prélèvements retenus pour cette étude contenaient environ 15 270 Harpacticoïdes, dont 11 376 ont été déterminés. Ils appartenaient à 37 espèces différentes, ce qui correspond à un indice de diversité général de 4,5.

Les 37 espèces du peuplement se répartissent dans 13 familles, dont les 8 plus importantes constituent 99,1 % de la faunule barpacticoïdienne.

Les **Laophontidae**, représentés par 5 espèces (13,5 % du nombre total), constituent la famille dominante de ce peuplement, avec une dominance globale de 33,3 %. 3 espèces y sont importantes : *Asellopsis intermedia* (27 %), *Paronychocamptus nanus* (3,6 %) et *Laophontina acantha* (2,7 %).

Source : MNHN, Paris

Tableau 50. — Principales familles du faciès des sables de haut niveau.

	D globale	Nbre sp.	% sp.
Ectinosomidae	26,4	6	16,2
Tachidiidae	1,1	3	8,1
Diosaccidae	1,9	4	10,8
Ameiridae	3,2	3	8,1
Paramesochridae	1,5	1	2,7
Cylindropsyllidae	4,7	2	5,4
Cletodidae	27,0	3	8,1
Laophontidae	33,3	5	13,5

Les **Cletodidae** viennent ensuite, car ils représentent 27 % du peuplement. Ils ne se composent pourtant que de 3 espèces (8,1 % du nombre total) mais, parmi eux, *Tryphoema bocqueti* constitue 26,8 % de la population à elle seule.

Les **Ectinosomidae** sont presque aussi abondants que les Cletodidae : ils comptent pour 26,4 % du peuplement. Avec 6 espèces, soit 16,2 % du nombre total, ils sont qualitativement les plus riches. Leur dominance globale s'explique par la présence dans leurs rangs de *Arenosetella incerta* qui compte pour 25 % à elle seule.

La famille des **Cylindropsyllidae**, qui n'avait jamais été dominante dans les autres faciès, représentent ici 4,7 % du peuplement, grâce à ses deux espèces *Paraleptastacus spinicauda* (2,8 %) et *Evansula incerta* (1,9 %).

Autre famille qui n'est dominante qu'ici, les **Ameiridae**, avec 3 espèces, constituent 3,2 % de la population. Ils sont surtout représentés par *Nitocra typica* qui compte, à elle seule, pour 3,1 % du peuplement.

Les **Diosaccidae** comptent 4 espèces, soit 10,8 % du nombre total, et leur dominance globale est de 1,9 %, dont la majeure partie est représentée par la seule *Psammotopa phyllosetosa* (1,8 %).

Les **Paramesochridae** font également leur apparition dans ce faciès, où ils sont représentés par une espèce : *Adopopsyllus arenicolus*, dont la dominance générale moyenne s'élève à 1,5 %.

Enfin, les **Tachidiidae** gardent une certaine importance dans ce peuplement dont ils constituent 1,1 %. *Tachidius discipes*, *Microarthridion fallax* et *Thompsonula hyaenae* en sont les trois représentants.

L'hétérogénéité granulométrique du sédiment se traduit ici par une pluralité de formes éthologiques réparties dans des familles très variées.

b) *Espèces dominantes*

Le faciès des sables de haut niveau compte 11 espèces dominantes, soit 29,7 % du nombre total : *Halectinosoma herdmani*, *Arenosetella incerta*, *Psammotopa phyllosetosa*, *Nitocra typica*, *Apodopsyllus arenicolus*, *Evansula incerta*, *Paraleptastacus spinicauda*, *Tryphoema bocqueti*, *Paronychocamptus nanus*, *Asellopsis intermedia* et *Laophontina acantha*. Parmi ces 11 espèces, qui représentent 97,3 % du peuplement, 5 ont une dominance générale moyenne supérieure à 3 % et, pour 3 d'entre elles, cette dominance est même supérieure à 10 % (tableau 51). Il est remarquable de constater que, comme dans le cas d'un autre sédiment hétérogène, les vases sableuses, trois espèces se partagent à peu près également 80 % de la population. La plupart des formes typiquement interstitielles (*P. phyllosetosa*, *A. incerta*, *E. incerta*, *P. spinicauda*, *T. bocqueti* et *L. acantha*) sont électives, ainsi que *N. typica*. *A. arenicolus* (autre espèce interstitielle) est préférante, ainsi que *P. nanus*. *H. herdmani* et *A. intermedia* ne sont qu'accompagnatrices, toutes deux étant préférantes des sables vaseux. Rappelons que *H. herdmani* caractérise la communauté des sables fins infralittoraux définie par Soyer.

c) *Espèces non-dominantes*

10 espèces ont une dominance générale moyenne supérieure ou égale à 0,1 %. 9 d'entre elles ont une fréquence supérieure à 25 % et 3 (en caractères gras) ont été trouvées dans plus de 50 % des échantillons : **Canuella perplexa, Psaudobradya minor**, *Arenosetella littoralis*, *Tachidius disciples*, *Microarthridion fallax*, *Thompsonula hyaenae*, *Harpacticus gracilis*, *Ameira scotti* et **Enhydrosoma propinquum.** La dixième (*Nannopus palustris*) est rare.

Source : MNHN, Paris

J'ai ajouté à ce stock *Amphiascoides subdebilis* qui, bien qu'ayant une dominance générale moyenne inférieure à 0,1 %, est assez fréquente dans ce peuplement (tableau 51).

Ces 11 formes (29,7 % du nombre total) constituent le groupe des espèces non-dominantes. Parmi elles, *A. littoralis* est élective, et *T. discipes*, *H. gracilis* et *A. subdebilis* sont préférantes. Les sept autres sont accompagnatrices : tandis que *A. scotti* a son coefficient de fidélité maximum dans ce faciès, *C. perplexa* et *Th. hyaenae* sont électives des sables propres de mode battu ; *Ps. minor* est élective des vases de mode calme, dont *M. fallax* est préférante ; *E. propinquum* est élective des vases sableuses, et *N. palustris* est élective des vases d'estuaires. Cette disparité est bien significative de l'hétérogénéité du sédiment.

2) *Structure du peuplement*

Les espèces ont été classées en fonction de leur éthologie et les résultats sont résumés dans le tableau 52 qui montre la supériorité qualitative et quantitative des formes psammophiles et, parmi elles, des espèces typiquement mésopsammiques.

Tableau 52. — Structure du peuplement des sables de haut niveau.

	Nbre sp.	% sp.	Dgm	Total
Dulçaquicoles	2	5,4	+	
Planctonique	1	2,7	+	7,6
Phytophiles	6	16,2	0,1	
Eurytopes	5	13,5	7,5	
Psammophiles :				
— épipsammiques	6	16,2	1,2	
— mésopsammiques	8	21,6	62,7	91,5
— endopsammiques	5	13,5	27,6	
Limicoles :				
— épipéliques	2	5,4	0,1	0,2
— endopéliques	2	5,4	0,1	

Parmi les deux formes **dulçaquicoles**, on retrouve *Epactophanes richardi*. Le prélèvement n° 88 contenait, de plus, deux individus appartenant à l'espèce *Bryocamptus (Limo.) praegeri*. L'échantillon n° 88 provenant de la plage de Rivedoux, la présence de cette dernière ne peut guère s'expliquer qu'en invoquant un transport par les oiseaux de mer. En effet, l'arrière-pays ne comporte aucun marais susceptible de provoquer une percolation d'eau douce à travers la dune.

Longipedia rosea est la seule forme **planctonique**.

Les formes **phytophiles** sont encore bien représentées à ce niveau : 6 espèces, soit 16,2 % du nombre total, sont à rattacher à ce contingent : *Harpacticus gracilis*, *H. obscurus*, *Paratholestris dovi*, *Pseudameira crassicornis*, *Mesochra pontica* et *Pseudonychocamptus koreni*. Seule, *H. gracilis* est fréquente et présente une certaine importance dans ce peuplement, mais la dominance globale du groupe ne dépasse pas 0,1 %. Le nombre élevé de formes phytophiles peut s'expliquer par le développement, au niveau de la zone de résurgence d'Aytré et d'Yves, de nombreuses algues du type Entéromorphe.

5 espèces, soit 13,5 % du nombre total, peuvent être considérées comme **eurytopes** : *Tachidius discipes*, *Ameira scotti*, *Nitocra typica*, *Mesochra lilljeborgi* et *Paronychocamptus nanus*. Ce contingent revêt une certaine importance dans ce peuplement puisque sa dominance globale s'élève à 7,5 %, en particulier grâce à *N. typica* (3,1 %) et *P. nanus* (3,6 %). Il faut se souvenir que, à Yves et à Aytré, les sables de haut niveau sont souvent encombrés de galets et de cailloutis. Or, dans un travail récent, Marcus (1973) note que le « substrat rocheux » renferme en majorité des espèces eurytopes. L'hétérogénéité du substrat est favorable à l'installation de ce groupe éthologique, dont l'importance à ce niveau s'explique donc très bien.

Les formes **psammophiles** sont au nombre de 19, ce qui correspond à plus de la moitié (51,3 %) du nombre total. Cette prédominance qualitative est renforcée par une prédominance quantitative considérable : elles constituent 91,5 % de la faunule harpacticoïdienne. On peut y reconnaître :

Source : MNHN, Paris

— Les **épipsammiques** : au nombre de 6 (soit 16,2 % du nombre total), elles ne représentent cependant que 1,2 % du peuplement, dont la quasi-totalité est consituée par *Halectinosoma herdmani* (1,1 %) et *Pseudobradya minor* (0,1 %).

— Les **mésopsammiques** : c'est, de loin, le contingent le plus important ; il compte 8 espèces, soit 21,6 % du nombre total ; mais surtout, il représente 62,7 % du peuplement. On y trouve : *Arenosetella incerta* (25 %), *Arenosetella littoralis* (0,2 %), *Psammotopa phyllosetosa* (1,8 %), *Apodosyllus arenicolus* (1,5 %), *Evansula incerta* (1,9 %), *Paraleptastacus spinicauda* (2,8 %), *Tryphoema bocqueti* (26,8 %) et *Laophontina acantha* (2,7 %). Les sables de haut niveau, même légèrement vaseux, sont donc le biotope d'élection des formes typiquement interstitielles.

— Les **endopsammiques** : avec 5 espèces (13,5 % du nombre total), ce groupe est également assez important, puisqu'il représente 27,6 % du peuplement. On y trouve les principales sabulicoles du littoral charentais : *Canuslla perplexa* (0,2 %), *Thompsonula hyaenae* (0,3 %), *Teissierella massiliensis*, *Enhydrosoma propinquum* (0,1 %) et *Asellopsis intermedia* (27 %). Cette dernière trouve encore ici son biotope préféré : le sable vaseux.

Les formes **limicoles** sont réduites à 4 espèces, soit 10,8 % du nombre total. De plus, leur dominance globale n'excède pas 0,2 %.

— Les **épipéliques** : *Microarthridion fallax* (0,1 %) et *Stenhelia (D.) palustris bispinosa* profitent de la faible teneur en vase pour maintenir quelques individus à ce niveau.

— Les **endopéliques** : *Nannopus palustris* (0,1 %) et *Platychelipus littoralis* sont juste là pour nous rappeler que l'on peut enregistrer une certaine dessalure au niveau de l'horizon des sources, en particulier à Yves, d'où proviennent ces deux espèces.

Malgré une certaine teneur en pélites dûe à la proximité de zones très vaseuses, la faune harpacticoïdienne des sables de haut niveau est essentiellement psammophile et typiquement interstitielle.

En ce qui concerne l'euryhalinité, les espèces dominantes se répartissent en trois catégories :

— les espèces **marines polyhalines**, dont font partie *A. incerta*, *A. arenicolus*, *T. bocqueti*, *A. intermedia* et *L. acantha*.

— les espèces **marines euryhalines**, avec *H. herdmani*, *N. typica* et *E. incerta*.

— enfin, les espèces **euryhalines** typiques : *Ps. phyllosetosa*, *P. spinicauda* et *P. nanus*.

Cette composition reflète bien le caractère assez euryhalin de ce niveau, mais les espèces endémiques d'estuaires sont loin d'être en majorité.

3) *Hétérogénéité du peuplement*

Les principaux éléments qui peuvent contribuer à rendre le substrat hétérogène sont, tout d'abord la granulométrie et la teneur en pélites : nous avons vu (chapitre I) qu'à ce niveau le sable est souvent grossier et encombré de cailloutis ; de plus, il s'y mêle une fraction fine non-négligeable (jusqu'à 15 %). A Aytré, on y trouve également une forte proportion de débris coquilliers.

Ensuite, le contact, à ce niveau, entre l'eau de mer et l'eau continentale souterraine est un autre facteur d'hétérogénéité (Delamare Deboutteville, 1960).

Enfin, les algues du type Entéromorphe qui prospèrent parmi les galets, en entretenant une faune phytophile, contribuent à faire des sables de haut niveau un biotope très hétérogène.

a) *Variations qualitatives*

Nous avons vu que l'indice de diversité générale était faible (4,5). Cette diversité spécifique ne varie pas beaucoup d'un prélèvement à l'autre : l'indice maximum est de 3 et le minimum est de 1,1. Le nombre d'espèces, pour les sept prélèvements envisagés ici, a varié de 8 à 18. Ces premières indications ne traduisent donc pas l'hétérogénéité à laquelle on pouvait s'attendre, et la composition spécifique du peuplement parait assez stable. Il ne faut cependant pas oublier que nous avons écarté de cette analyse quelques prélèvements qui ne comportaient parfois qu'une ou deux espèces ; certains étaient même azoïques !

Source : MNHN, Paris

D'autre part, 18 espèces, soit près de 49 % du nombre total, ont une fréquence supérieure à 25 %, et 7 d'entre elles (18,9 % du nombre total) ont été récoltées dans plus de 50 % des prélèvements. Les trois espèces les plus importantes (*T. bocqueti*, *A. incerta* et *A. intermedia*) ont même été récoltées dans les sept échantillons. Ces chiffres confirment la bonne homogénéité qualitative du peuplement.

b) *Variations quantitatives*

Le pourcentage minimum moyen de faune commune entre deux échantillons (36 %) traduit une certaine hétérogénéité quantitative. C'est le plus faible pourcentage enregistré pour les six peuplements analysés dans cette étude faunistique.

Cependant, 30 espèces, soit 81 % du nombre total, ont été classées au-moins une fois dans les dix premières à l'aide de l'indice biologique de Sanders. Parmi elles, 17 l'ont été avec une fréquence supérieure à 25 %, soit 57 % des espèces classées (ou 45,9 % du nombre total). Sans être un maximum, c'est un pourcentage moyen par rapport à ceux que j'ai déjà enregistrés. Ceci montre que, malgré une certaine homogénéité qualitative et quantitative, le peuplement des sables de haut niveau peut présenter des aspects différents selon les stations ou les saisons.

c) *Variations d'une station à l'autre*

Le tableau 53 indique les dominances partielles des quatre espèces les plus importantes dans les différents échantillons.

Tableau 53. — Dominances partielles de quelques espèces des sables de haut niveau.

Date	5/68	9/68	11/68	1/69	3/66	4/68	12/68
Station	Y	Ay	Ay	Ay	R	R	R
N° prélèvt	20	60	62	64	88	93	98
A. incerta	2,1	69,7	45,0	64,5	1,1	13,1	28,3
P. spinicauda	10,4	—	—	—	1,0	0,1	23,6
T. bocqueti	0,4	0,1	0,3	0,1	74,0	58,3	20,1
A. intermedia	47,9	18,9	47,0	31,9	13,8	0,1	20,9

Une première constatation s'impose : chacune des trois stations présente un aspect qui lui est propre. A Yves, *A. incerta* n'est pas très importante, guère plus que *T. bocqueti*, et *A. intermedia* et *P. spinicauda* sont largement dominantes. A Aytré, par contre, *P. spinicauda* est totalement absente, *T. bocqueti* est encore peu représentée, tandis *A. incerta* prédomine généralement devant *A. intermedia*. A Rivedoux, nous avons encore un autre aspect, avec une large prédominance de *T. bocqueti* suivie, selon l'époque de l'année, de *A. incerta* ou *A. intermedia*, parfois de *P. spinicauda*. C'est donc à Rivedoux, où la fraction fine est la moins importante, que l'on trouve l'aspect le plus typique des sables de baut niveau.

d) *Variations saisonnières*

Il est bien difficile, avec si peu d'échantillons exploitables, de parler de variations sur une année. Tout au plus peut-on remarquer que, à Aytré, *A. intermedia* était plus importante en novembre 1968 (contrairement à *A. incerta*), et que, à Rivedoux, c'est en avril 1968 que *A. intermedia* avait sa dominance la plus faible. En décembre 1968, à Rivedoux, les quatre espèces se partageaient à peu près « équitablement » 92 % de la population.

Du point de vue de la densité (Tableau 54, v. p. 000), les prélèvements qui ont été étudiés comptaient en moyenne 2 182 individus par échantillon de 500 cm³. Mais cela varie de 368 à 6 500 environ, selon les échantillons.

Source : MNHN, Paris

4) *Peuplements affines*

Dans le cadre de notre région, le peuplement qui se rapproche le plus de celui-ci est le faciès des sables vaseux : ils ont 43,5 % d'espèces communes. Il y a à cela plusieurs raisons, et tout d'abord le fait que trois des sept prélèvements proviennent de la station-type des sables vaseux : la plage d'Aytré. Ceci n'est cependant pas dû au hasard, car il est normal que le banc de « vase » du haut de l'estran entretienne une certaine teneur en pélites dans les sables grossiers de haut niveau. Le même processus a lieu à Yves, dans l'étroite bande de sable coincée entre le cordon de galets et la vasière. A Rivedoux, la fraction pélitique est certainement moins importante, d'où une régression de *A. intermedia* et une extention des espèces typiquement mésopsammiques.

On peut s'étonner que la station de La Couarde où, cependant, 7 autres prélèvements avaient été effectués dans l'étage médiolittoral, ne soit pas représentée dans ce faciès des sables de haut niveau. De même, 3 prélèvements avaient été faits sur la côte sud de la Pointe de Sablanceaux. En fait, ces échantillons n'ont fourni que quelques individus, parfois même aucun. Je pense que cela peut provenir de l'instabilité du biotope, continuellement remanié par un hydrodynamisme intense. Sur la plage sud de Sablanceaux, même les prélèvements effectués au bas de l'estran sont très pauvres.

D'autres prélèvements ont été effectués dans du sable remanié de l'étage méridiolittoral à Rivedoux, au Banc du Bûcheron (côte nord de l'île de Ré) et aux Nauteries : la plupart des formes qu'ils contenaient appartiennent à la liste des 37 espèces du peuplement des sables de haut niveau. Quelques formes intéressantes n'avaient cependant pas encore été signalées dans ce travail : *Leptastacus roetratus*, *Arenopontia subterranea*, *Kliopsyllus coelebs*, *Rhizothrix minuta*, etc...

Il suffit de consulter l'ouvrage de Delamare Deboutteville (1960) pour être persuadé que ce peuplement peut être retrouvé partout où la granulométrie des sables de haut niveau et l'hydrodynamisme permettent la vie interstitielle. En France, ce milieu a été l'un des mieux étudiés. Dès 1953, Bozic signale les formes caractéristiques de la faune interstitielle * des sables de Roscoff (*Intermedopsyllus* ** *intermedius*, *Kliopsyllus coelebs*, *Rhizothrix minuta*, *Tryphoema bocqueti*). Dans le même temps, Chappuis (1954) étudie les récoltes de Delamare Deboutteville sur les côtes du Roussillon et tout autour du bassin occidental de la Méditerranée et signale : *Arenosetella incerta*, *A. pectinata*, *Tetanopsis mediterranea*, *Hastigerella meridionalis*, *Apodopsyllus arenicolus*, *Leptastacus aberrans*, *Arenopontia acantha*, *A. subterranea*, etc...

Dans les eaux souterraines littorales de la côte catalane espagnole, Delamare Deboutteville (1954) signale lui même *Arenosetella pectinata*, *A. germanica*, *Delamarella arenicola*, *Arenopontia subterranea*, *Psammotopa vulgaris*, etc...

Dans le matériel des plages du Golfe de Gascogne (littoral des Landes) étudié par Noodt (1955*b*), on relève les espèces suivantes : *Arenosetella germanica*, *Hastigerella leptoderma*, *H. psammae*, *Leptocaris biscayensis*, *Evansula incerta*, *Paraleptastacus spinicauda*, *Arenopontia subterranea*, *A. stygia*, *Psammotopa phyllosetosa*, *P. polyphylla*, *Laophontina acantha*, etc...

A Wissant, Wimereux et Authie (Manche) et à Arcachon, Renaud-Debyser et Salvat (1963*b*) signalent également : *A. subterranea*, *P. spinicauda*, *A. germanica*, *Ps. phyllosetosa*, *E. incerta*, *T. bocqueti*, *L. acantha*, etc...

Remarquons par ailleurs que de nombreuses formes mésopsammiques ont été récoltées par Soyer, mais dans la zone sublittorale de la région de Banyuls, en faible abondance il est vrai.

Il faut admettre que, si quelques-unes de ces espèces n'ont pas été rencontrées sur le littoral charentais, beaucoup sont communes ou vicariantes et, de même que les nôtres, elles appartiennent à des genres qui ont une très large extension géographique.

Les travaux de Klie (1935) dans la région de Kiel et de Kunz (1939) sur le littoral de la Prusse orientale ont été les premiers à nous décrire les Harpacticoïdes mésopsammiques littoraux. Cette étude s'est étendue à l'île de Sylt grâce à Noodt (1952). Plus tard, Noodt (1957) décrit des peuplements

* Je n'emploierai pas ici le vocable de « faune phréatique », plutôt réservé à la faune interstitielle continentale, oligohaline ou dulçaquicole.

** Les noms cités ici sont les noms actuels de ces espèces.

Source : MNHN, Paris

semblables sur toutes les plages sableuses du littoral allemand, au niveau de l' « Oberfläche », la « Quellregion » ou l' « Otoplanen-Zone », dans le « Muschelsand », le « Grobsand » ou le « Bledius-Sand ».

Les travaux de Petkovski (1954, 1955, 1957) reconnaissent l'existence de cette faune sur le littoral yougoslave de la Mer Adriatique.

Sur les côtes de Grande Bretagne (Manche et Atlantique), les formes typiques de la faune interstitielle ont également été trouvées dans la partie supérieure des plages sableuses de l'estuaire de l'Exe et aux îles Scilly par Wells (1963, 1970), ainsi que par Geddes (1972), Harris (1972*b*) et McIntyre et Murison (1973).

Dans le Skagerak (Mer du Nord), Por (1964*b*) retrouve quelques-unes de ces formes dans la zone sublittorale, mais en faible quantité.

Pour la Mer Noire, les Copépodes mésopsammiques de la zone médiolittorale roumaine ont été récemment étudiés par Marcus (1971).

De même, Galhano (1970) a pu observer ce peuplement typique sur les côtes du Portugal.

En dehors des eaux européennes, les Harpacticoïdes mésopsammiques ont été signalés dans de nombreuses régions du monde. Pour ne citer que les travaux les plus importants, Chappuis (1952, 1954) étudie du matériel de Madagascar. Noodt (1958) étudie le mésopsammon récolté par Remane aux îles Canaries. Renaud-Debyser (1963) recueille une série d'espèces typiques à l'île Bimini (Bahamas). Bozic (1964*a*, 1964*b*, 1968 et 1969) recueille les formes mésopsammiques de St. Pierre de la Réunion et de l'Inde (1967). Quelques formes décrites de la côte de Madras (Océan Indien) par Krishnaswamy (1951, 1954, 1957) laissent supposer que ce type de peuplement existe également dans les régions tropicales et équatoriales, ce qui est confirmé par le travail de Wells (1967) sur les Copépodes du littoral de l'île d'Inhaca (Mozambique) : à côté d'espèces comme *Arenosetella germanica*, *Apodopsyllus arenicolus*, *Arenopontia subterranea*, cet auteur décrit quantité d'espèces nouvelles qui sont, en fait, des vicariantes de nos formes interstitielles : *Hastigerella grandimandibularis*, *Noodtiella intermedia*, *Kliopsyllus idiotes*, *Leptastacus mozambicus*, etc...

Tous ces travaux confirment donc l'existence, à l'échelle mondiale, d'un faciès caractéristique des sables de haut niveau dont les Copépodes Harpacticoïdes, grâce à leurs formes et à une biologie très adaptées, peuvent subsister dans l'eau interstitielle de l'étage médiolittoral et au bas de la zone de résurgence. Cette faune peut également se trouver plus bas, jusque dans la zone sublittorale, mais son importance y est beaucoup plus réduite.

En ce qui concerne la **macrofaune** accompagnatrice, à ce niveau, sur la plage d'Aytré, Faure (1970) signale la présence en abondance de *Nerine cirratulus* et, au pied de l'horizon des sources, *Convoluta roscoffensis*. A La Couarde, *Haustorius arenarius* voisine avec *N. cirratulus* dans la zone de résurgence ; mais ces espèces peuvent être dispersées à la suite de tempêtes (Faure, 1970). A Rivedoux, *N. cirratulus* est toujours caractéristique du médiolittoral ; elle cohabite avec *H. arenarius* au niveau de la zone de résurgence.

5) *Conclusions*

Le peuplement des sables de haut niveau à *Tryphoema bocqusti* et *Arenosetella incerta* correspond à un biotope assez hétérogène, caractérisé par la prédominance des espèces mésopsammiques. L'homogénéité qualitative de ce faciès est assez bonne, mais son homogénéité quantitative est très moyenne ; certaines espèces sont présentes en grande quantité, mais dans un seul prélèvement. De plus les aspects du faciès changent d'une station à l'autre, sans toutefois que la structure fondamentale du peuplement soit modifiée.

Sur le littoral continental, du fait de la proximité de la vase, quelques formes limicoles et des sabulicoles tolérantes peuvent subsister à ce niveau.

Sur les plages de mode battu, le peuplement est très appauvri, parfois même inexistant, en raison du remaniement continuel des sédiments. D'ailleurs, d'une façon générale, la densité est peu élevée.

Ce peuplement a été étudié par de nombreux auteurs, surtout en Europe ; d'après ces travaux (pour la plupart uniquement qualitatifs), il s'avère qu'il est mondialement répandu et de composition spécifique très bien caractérisée.

Source : MNHN, Paris

Dans notre région, Faure (1970) signale *Nerine Cirratulus* et *Haustorius arenarius* comme étant les deux espèces de la macrofaune caractéristiques de ce milieu.

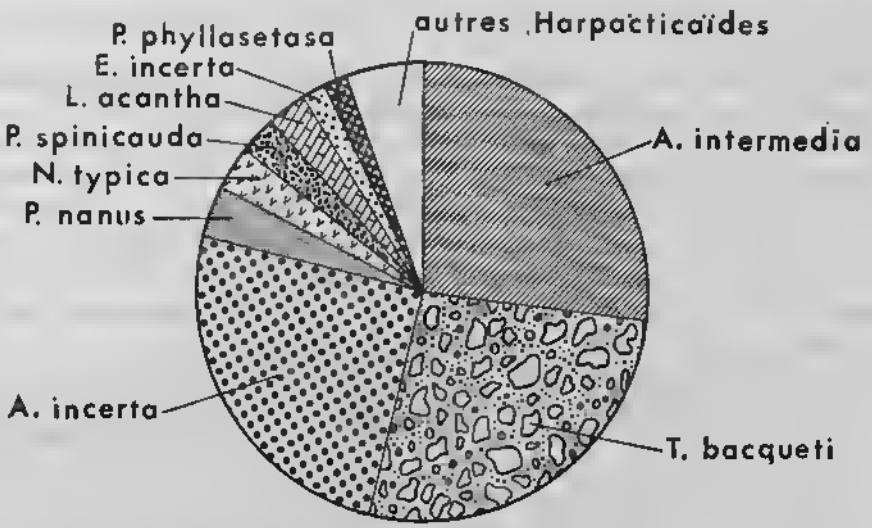


Figure 23. — Composition moyenne du faciès des sables de haut niveau.

IV. — Prélèvements atypiques

Deux prélèvements (n° 89 et 97) ayant servi à construire le diagramme-treillis (figure 16) ne se rattachent à aucun peuplement bien défini. Ils proviennent tous les deux de la station de Rivedoux et constituent, avec les échantillons n° 11 et 94, une sorte de petite synusie dans laquelle le pourcentage moyen de faune commune à deux prélèvements est de 40 %. Leur composition faunistique est, en gros, intermédiaire entre celle des sables propres et celle des sables vaseux.

Le n° 89 (4/4/1966) : sable propre du bas de l'estran où le peuplement se partage entre *Asellopsis intermedia* (27,9 %), *Apodopsyllus arenicolus* (16,4 %), *Canuella perplexa* (15,8 %), *Harpacticus flexus* (15,8 %), *Thompsonula hyaenae* (12,7 %), etc... Ce prélèvement comportait 165 individus au total.

Le n° 97 (20/12/1968) : sable prélevé sous 5 cm d'eau (trouble) au bas de l'estran. Le peuplement était composé essentiellement de *Halectinosoma herdmani* (22,1 %), *Harpacticus flexus* (21,5 %), *Thompsonula hyaenae* (19,5 %), *Asellopsis intermedia* (11,4 %) et *Canuella perplexa* (4,7 %).

Les quatre échantillons (n° 11-89-97-94) représentent, en fait, un petit faciès de transition entre les sables vaseux et les sables propres.

V. — Unité de la communauté des sables intertidaux

Les trois peuplements qui viennent d'être définis sont caractérisés par la prédominance des espèces psammophiles. Tous les trois, en effet, correspondent à des sédiments sableux, plus ou moins envasés, de la zone intertidale. J'y ai distingué :

— le faciès des sables vaseux, de mode semi-abrité, à *Asellopsis intermedia*.
— le faciès des sables fins propres, de mode battu, à *Thompsonula hyaenae* et *Canuella perplexa*.
— le faciès des sables de haut niveau, à *Tryphoema bocqueti* et *Arenosetella incerta*.

Ces trois faciès ont été définis à partir de l'analyse de 48 prélèvements qui contenaient environ 262 550 Harpacticoïdes, dont 82 491 ont été déterminés. Ces Harpacticoïdes se répartissent dans

Source : MNHN, Paris

15 familles et 80 espèces, ce qui correspond à un indice de diversité d'environ 7,4 pour l'ensemble de la communauté. Quelques espèces supplémentaires (généralement mésopsammiques) peuvent habiter les sables médiolittoraux.

Nous avons vu qu'il pouvait exister des faciès de transition entre ces peuplements, en particulier entre les sables vaseux et les sables propres.

Le substrat est caractérisé par la prédominance des sables, dont la granulométrie peut varier des sables fins bien calibrés aux sables grossiers plurimodaux, suivant le mode et le niveau. La fraction pélitique est assez importante dans les sables vaseux (jusqu'à environ 40 % à Aytré), mais également dans les sables de haut niveau, en particulier à Aytré et Yves, où elle peut atteindre 10 à 15 %. Par contre, les sables de La Couarde sont à peu près dépourvus de vase.

La communauté des sables intertidaux peut s'étendre au-dessus de la zone de résurgence, grâce à la circulation souterraines littorales. C'est à ce niveau qu'à lieu, éventuellement, la liaison avec les eaux de la nappe phréatique continentale. Mais la faunule harpacticoïdienne y est très appauvrie surtout sur les plages de mode battu (La Couarde, Sablanceaux).

Sur le littoral charentais, les biotopes sableux sont peuplés d'espèces moins euryhalines que les vases. De plus, les Harpacticoïdes peuvent s'enfouir plus facilement que dans les vases. Le niveau où se trouvent les espèces les plus euryhalines, c'est-à-dire le haut de l'estran, est d'ailleurs peuplé principalement d'espèces mésopsammiques caractéristiques (genres *Arenosetella*, *Tryphoema*, *Evansula*, *Apodopsyllus*, *Laophontina*, *Paraleptastacus*, *Psammotopa*). Néanmoins, comme dans toute la zone intertidale, l'eurythermie et l'euryhalinité seront encore les deux qualités primordiales exigées pour un bon développement des espèces.

L'unité de la communauté se traduit déjà, sur le plan quantitatif, par un pourcentage minimum moyen de 33 % de faune commune entre deux prélèvements quelconques. De plus, cette communauté possède un fond d'espèces communes. J'ai réuni dans le tableau 57 les formes principales, c'est-à-dire toutes les espèces présentes dans les trois faciès des sables, ainsi que celles dont la dominance générale moyenne est supérieure ou égale à 0,1 %. Ces 23 espèces (soit 28,7 % du nombre total) représentent 99,5 % du peuplement et constituent la base faunistique de la communauté des sables intertidaux.

Parmi elles, 14 formes (17,5 % du nombre total) sont présentes dans les trois peuplements. Remarquons que les 23 espèces sont présentes dans le faciès des sables vaseux. Sur les 13 espèces ayant été dominantes dans au-moins un peuplement sur les trois, 9 sont présentes dans les trois faciès : *C. perplexa*, *H. herdmani*, *Th. hyaenae*, *A. arenicolus*, *E. incerta*, *P. spinicauda*, *T. bocqueti*, *A. intermedia* et *L. acantha*. Ces 9 espèces représentent, à elles seules, 91,8 % de la population. Leur dominance générale moyenne globale varie de 95,8 % dans les sables vaseux, à 96,8 % dans les sables propres, et à 64,3 % dans les sables de haut niveau (où *Arenosetella incerta* apporte un complément de 25 %).

a) *Espèces dominantes*

7 espèces, soit 8,7 % du nombre total (80), ont une dominance générale moyenne globale supérieure à 1 %. Pour 5 d'entre elles, cette dominance dépasse 3 %, et elle atteint 61,1 % pour la seule *Asellopsis intermedia*. Ces 7 espèces constituent, en moyenne, 95,5 % du peuplement. Cette proportion peut, bien entendu, varier en fonction du faciès où l'on se trouve : elle est de 98 % dans les sables vaseux à *A. intermedia*, de 96,7 % dans les sables propres et de 80,5 % dans les sables de haut niveau.

Il est, en fait, bien difficile de savoir où se trouve l'aspect moyen des sables intertidaux, chacun des trois faciès décrits étant bien individualisé. On peut remarquer cependant que, sur les 80 formes différentes recensées dans ce milieu, 64 ont été trouvées dans les sables vaseux, soit 80 %.

Aucune de ces formes n'est constante dans les trois peuplements de la communauté ; les plus fréquentes sont *C. perplexa*, *H. herdmani*, *Th. hyaenae* et *A. intermedia*.

La communauté des sables intertidaux semble donc correspondre à un milieu en général plus « spécialisé », mais moins bien caractérisé que celui des vases intertidales, où les formes dominantes constantes étaient plus nombreuses. En fait, seules *C. perplexa* et *Th. hyaenae* apparaissent comme des sabulicoles strictes.

Source : MNHN, Paris

b) *Espèces non-dominantes*

Il existe 15 espèces dont la dominance générale moyenne globale, tout en étant inférieure à 1 %, est égale ou supérieure à 0,1 %. J'y ajouterai *Harpacticus gracilis*, pour qui ce n'est pas le cas, mais qui est présente dans les trois faciès sableux.

Ces 16 espèces (20 % du nombre total) ne constituent pas plus de 4 % de la population de la communauté, mais 9 d'entre elles sont présentes dans les trois faciès. Cependant, *E. melaniceps*, *A. arenicolus* et *L. acantha* y sont toujours rares. La première est une forme phytophile, tandis que les deux autres sont des mésopsammiques. *A. arenicolus* semble très rare ; elle est nouvelle pour la France.

Toutes les espèces non-dominantes de la communauté ont été classées dominantes ou « principales » dans au-moins l'un des trois faciès, parfois deux.

c) *Structure de la communauté*

La répartition des 23 espèces principales selon leur éthologie montre une prédominance qualitative des formes typiquement **mésopsammiques**, mais aussi la prédominance quantitative considérable des espèces **endopsammiques**, certainement plus prolifiques.

Tableau 56. — Structure de la communauté des sables interdidaux.

	Nbre sp.	% sp.	Dgm	Total
Planctonique	1	4,3	0,2	
Phytophiles	2	8,7	0,1	1,6
Eurytopes	3	13,0	1,3	
Psammophiles :				
— épipsammiques	5	21,7	2,9	
— mésopsammiques	7	30,4	9,6	96,8
— endopsammiques	4	17,4	84,3	
Limicoles :				
— épipélique	1	4,3	1,1	1,1

Toutes les espèces dominantes sont **psammophiles**, à l'exception de *M. fallax*, qui est la seule **limicole** (**épipélique**) des 23 espèces principales.

Les psammophiles comptent près de 70 % des espèces principales, et la dominance globale de leur 16 espèces s'élève à 96,8 % de la population totale de la communauté.

Le partage des contingents est donc encore plus net que dans la communauté des vases intertidales. Il ne faut cependant pas oublier que bon nombre d'espèces, et en premier lieu *Asellopsis intermedia*, tolèrent ou même recherchent une fraction pélitique plus ou moins importante.

Le développement des nombreuses espèces mésopsammiques est sans doute gêné par la finesse relative du sable, même dans les hauts niveaux où, de plus, les interstices sont parfois encombrés par une fraction de vase non-négligeable. Il faut convenir également du fait que les sables de haut niveau sont généralement pauvres et que peu de prélèvements les concernant ont pu être retenus pour cette analyse.

Source : MNHN, Paris

10 familles sont représentées parmi les 23 espèces principales :

Tableau 57. — Principales familles de la communauté des sables intertidaux.

	Nbre sp.	% sp.	D globale
Canuellidae	1	4,3	10,5
Ectinosomidae	6	26,1	6,7
Tachidiidae	4	17,4	14,3
Harpacticidae	2	8,7	0,2
Diosaccidae	1	4,3	0,3
Ameiridae	1	4,3	0,4
Paramesochridae	1	4,3	0,2
Cylindropsyllidae	2	8,7	0,7
Cletodidae	2	8,7	4,2
Laopbontidae	3	13,0	62,0

Les **Ectinosomidae**, en général psammophiles, comptent 6 espèces, tandis que les **Cletodidae** n'en comptent plus que 2. Mais, quantitativement, ce sont les **Laophontidae**, grâce à *A. intermedia*, qui dominent.

Du point de vue de la tolérance aux variations de salinité, la plupart des espèces composant la communauté des sables intertidaux sont euryhalines (au sens large du terme). Aucune des 23 espèces principales n'est marine orthosténobaline. Mais, par contre, d'après la classification de Kinne, il n'y a que deux espèces **endémiques des estuaires** : *Psammotopa phyllosetosa* et *Paronychocamptus nanus*. On a la répartition suivante :

	Nbre sp.
marines polyhalines	11
marines euryhalines	8
eurybalines	2
holeuryhalines	2
	23

En fait, si l'on ne considère que les espèces dominantes, plus de 85 % de la population est **marine polyhaline**. Cette proportion n'était que de 48 % environ dans les vases.

Du point de vue purement qualitatif, nous avons vu que, sauf entre les sables vaseux et les sables de haut niveau, les corrélations entre les faciès sableux étaient faibles, plus faibles même qu'entre les vases de mode calme et les sables de haut niveau, par exemple. Au niveau de la communauté, le pourcentage d'espèces communes aux trois faciès n'est que de 17,5 %. Si ce nombre traduit bien l'originalité de chacun de ces faciès, il n'en demeure pas moins que, excepté *Arenosetella incerta* et *Microarthridion fallax* (toutes deux absentes des sables propres de mode battu), les espèces les plus importantes sont communes aux trois peuplements.

En conclusion, l'eurybalinité semble jouer, dans les sables, un rôle sélectif beaucoup moins important que dans les vases. Les facteurs essentiels sont, en fait, la granulométrie et la teneur en vase du sédiment.

Dans les sables envasés d'Aytré, Fouras-Nord, etc..., *Asellopsis intermedia* représente près de 90 % des Harpacticoïdes, mais bon nombre de formes limicoles sont présentes, ainsi que les espèces généralement caractéristiques des sables fins sublittoraux (*Halectinosoma herdmani*, *Harpacticus flexus*).

Sur la côte de l'île de Ré, on rencontre des plages de mode battu, comme La Couarde, où le sable est pratiquement exempt de vase : les sabulicoles plus ou moins strictes telles que *Canuella perplexa* et *Thompsonula hyaenae*, y constituent plus de 95 % du peuplement. L'hydrodynamisme trop violent

Source : MNHN, Paris

et l'essorage (dû à la pente) trop rapide ne permettent que difficilement l'installation des Harpacticoïdes interstitiels. Par contre, en raison de la proximité de fonds rocheux couverts d'algues, les formes phytophiles s'échouent fréquemment dans la zone intertidale et augmentent la diversité spécifique du peuplement.

Au niveau de la haute plage, la texture du sédiment est favorable à l'installation d'une faunule interstitielle assez riche, où dominent *Tryphoema bocqusti* et *Arenosetella incerta*, ainsi que *A. intermedia*. De même que *Paraleptastacus spinicauda*, ces formes ne semblent nullement gênées par la présence d'une certaine fraction pélitique, au contraire. Ce peuplement est quantitativement pauvre.

Chacun de ces trois faciès semble bien individualisé, et il n'y a pas de chevauchement comme c'était le cas entre les vases de mode calme et les vases d'estuaires, par exemple. Cependant, certains prélèvements, à Rivedoux notamment, peuvent représenter une transition entre les sables vaseux et les sables propres. De plus, des espèces mésopsammiques comme *A. incerta* et *T. bocqueti* peuvent apparaître, en quantité importante, dès le niveau de mi-marée (à Aytré) et atteindre leur développement maximal dans la zone de résurgence.

Sur le plan de la **macrofaune**, chacun de ces peuplements correspond à un faciès particulier décrit par Callame (1961*a*) et Faure (1970).

A l'échelle mondiale, la communauté des sables intertidaux est l'une des mieux connues, en particulier en Europe. Les travaux qui lui ont été consacrés ont été indiqués au fur et à mesure de l'étude des faciès. Que ce soit sur le littoral de la Mer du Nord, de la Manche, de l'Atlantique, de la Mer Noire ou de la Méditerranée, la plupart des espèces principales citées ici se retrouvent dans des biotopes semblables avec, éventuellement, quelques vicariantes. Les autres régions du globe sont moins prospectées, donc moins connues. Mais, par exemple, le travail de Wells (1967) sur le littoral de l'île d'Inhaca (Mozambique) est venu encore renforcer cette idée de constance et d'unité des sables intertidaux.

Comme l'ont montré Por (1964*a*) et Soyer (1971), plus profondément, dans la zone sublittorale, ces sables peuvent être prolongés par deux types principaux de communautés de sables fins infralittoraux :

— la communauté des sables fins propres à *Halectinosoma herdmani*, *Harpacticus flexus* et *Canuella perplexa*.

— la communauté des sables envasés à *Asellopsis* spp., *Halectinosoma herdmani*, *Harpacticus flexus* et *Canuella furcigera*.

Il semble donc bien que la communauté des sables intertidaux, tout comme celle des vases intertidales, constitue une entité logique, qui a des équivalents sur tous les rivages actuellement prospectés et qui se continue, plus profondément, par des communautés déjà reconnues par plusieurs auteurs, en particulier Por et Soyer.

Source : MNHN, Paris

Chapitre V

CONCLUSIONS BIONOMIQUES

Je tenterai ici de faire la synthèse des analyses détaillées des peuplements reconnus sur le littoral charentais. Cette étude a mis en relief la pauvreté qualitative de la zone intertidale et sa richesse quantitative. Ces phénomènes sont liés à la rigueur des conditions écologiques qui règnent à ce niveau, conditions dont les facteurs externes ont été mis en évidence par deux méthodes : la méthode qualitative, classique, et une méthode quantitative utilisée récemment en Méditerranée occidentale par Soyer (1971). La valeur de ces deux méthodes sera discutée.

I. — COMPOSITION FAUNISTIQUE OES PEUPLEMENTS

1) *Généralités*

Les six peuplements analysés sont définis à partir de l'étude de 78 prélèvements ayant livré environ 346 000 Harpacticoïdes, dont 152 900 ont été déterminés (Noonr (1957) avait examiné 100 000 Harpacticoïdes, et Soyer (1971) en avait déterminé 22 100). En fait, 108 prélèvements ont été effectués dans les huit stations retenues pour cette étude ; mais certains d'entre eux se sont révélés atypiques et d'autres (une vingtaine) n'étaient pas suffisamment peuplés pour être exploitables.

Ces 108 prélèvements ont livré 130 espèces (Noonr (1957) en avait récolté 118), ce qui, ajouté aux quelque 40 formes supplémentaires recensées par Labbé (1927), Noonr (1955*b*) et Renaun-Debyser (1963), porterait à environ 170 le nombre d'espèces connues de la zone intertidale de la côte atlantique française. Mais tous les biotopes sont loin d'être étudiés, et les zones plus profondes devraient livrer encore de nombreuses formes.

D'un point de vue purement systématique, sur les 130 formes recensées, une dizaine sont nouvelles pour la Science (dont un genre nouveau), 13 espèces sont nouvelles pour la faune de France, et une quinzaine sont nouvelles pour les côtes françaises de l'Atlantique et de la Manche. La morphologie de plusieurs espèces a été précisée, et le mâle de quelques unes d'entre elles a été décrit pour la première fois (*Halectinosoma distinctum*, *Pseudobradya similis*, *Ps. beduina*, *Leptastacus rostratus*).

Par contre, une trentaine de formes citées soit par Noonr (1955*b*), soit par Renaud-Oebyzer (1963), du littoral des Landes et du bassin d'Arcachon, ne figurent pas dans mes listes.

Les Harpacticoïdes examinés ici se répartissent en 16 familles (soit près de la moitié des familles connues actuellement), 61 genres et 103 espèces, ce qui correspond à un indice de diversité général de 9,5 pour l'ensemble de la zone intertidale. Cette valeur reflète bien la faible diversité spécifique que l'on enregistre en général dans cette zone (Galhano, 1970). En Méditerranée, dans la zone sublittorale, Soyer (1971) a noté des indices de diversité allant jusqu'à 29 !

Sur ces 103 espèces, 4 seulement (*Canuella perplexa*, *Enhydrosoma propinquum*, *Tryphoema bocqueti* et *Asellopsis intermedia*) sont présentes dans les six peuplements délimités. *A. intermedia* est

Source : MNHN, Paris

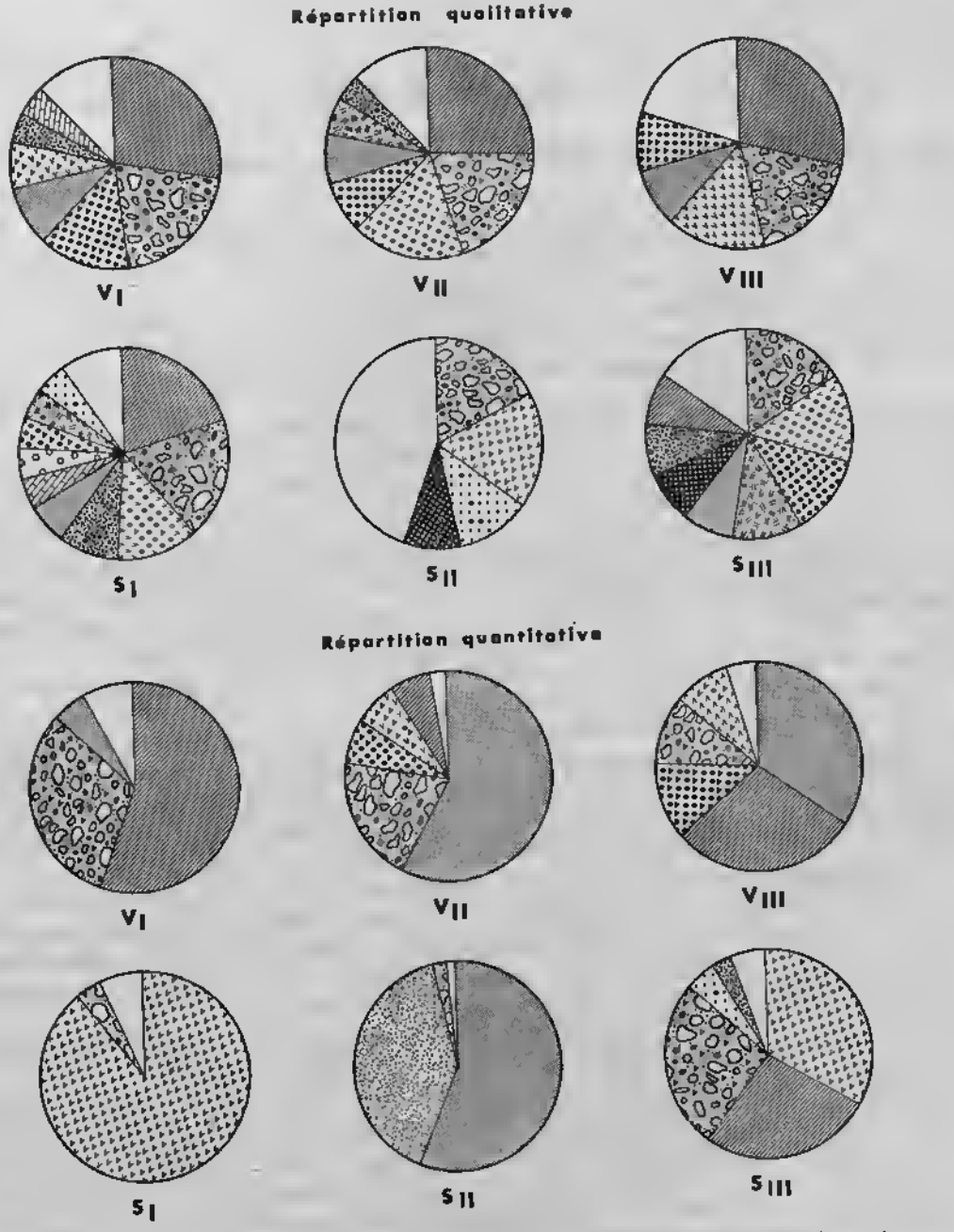


Fig. 24 -Importance comparée des principales familles dans les peuplements.

Source : MNHN, Paris

même dominante dans quatre d'entre eux, de même que *Microarthridion fallax*. Ce sont là, en fait, les deux espèces les plus largement répandues sur le littoral charentais.

2) *Répartition des familles*

Dans les familles, les formes se répartissent de la façon suivante (tableau 58) :

Tableau 58. — Répartition des espèces dans les différentes familles.

Longipediidae	: 3	Thalestridae	: 5
Canuellidae	: 1	Diosaccidae	: 11
Ectinosomidae	: 17	Ameiridae	: 9
D'Arcythompsoniidae	: 1	Paramesochridae	: 2
Tachidiidae	: 6	Canthocamptidae	: 8
Harpacticidae	: 4	Cylindropsyllidae	: 3
Tisbidae	: 3	Cletodidae	: 14
Tegastidae	: 1	Laophontidae	: 15

Sur les fonds meubles prospectés par Soyer (1971), les Diosaccidae étaient les mieux représentés, suivis par les Ectinosomidae, les Cletodidae et les Ameiridae. fci, les Ectinosomidae constituent la famille qualitativement la plus riche ; ils sont suivis par les Laophontidae et les Cletodidae. Les Diosaccidae ne viennent qu'en quatrième position, avant les Ameiridae.

La figure 24 indique la répartition qualitative et quantitative des principales familles dans les différents peuplements.

Du point de vue **qualitatif**, dans les vases et les sables vaseux, ce sont les Cletodidae qui prédominent : ils sont représentés en moyenne par 13 espèces ; les Ectinosomidae viennent ensuite. Dans les sables propres, les Ectinosomidae sont représentés par autant d'espèces que les Laopbontidae (6) ; les Cletodidae n'ont que deux espèces. Dans les sables de haut niveau, les Ectinosomidae présentent la plus grande diversité (6 espèces), suivis par les Laophontidae.

Les Tachidiidae présentent en moyenne 4 formes dans la plupart des faciès, sauf dans les sables propres où il n'y en a que deux. Les Ameiridae sont en général représentés par 2 espèces, sauf dans les sables vaseux où il y en a 6, dont deux sont nouvelles. Naturellement, les familles généralement considérées comme phytophiles (Harpacticidae, Tisbidae, Tegastidae, Laophontidae) sont surtout représentées dans les sables, en particulier dans les sables propres de l'île de Ré.

Mais la richesse qualitative des familles ne traduit pas toujours leur importance réelle dans les peuplements ; celle-ci est souvent mieux représentée par leur dominance globale.

Ainsi, du point de vue **quantitatif**, dans les vases, nous voyons (figure 24) les Ectinosomidae diminuer graduellement d'importance quand on passe des vases sableuses (31,3 %) aux vases de mode calme (19,8 %), puis aux vases d'estuaires (10,7 %). Par contre, les Tachidiidae sont peu abondants dans les vases sableuses, alors qu'ils dominent dans les deux autres faciès vaseux. Les Cletodidae, dominants dans les vases sableuses, ne sont qu'au deuxième rang dans les vases d'estuaires et au cinquième rang dans les vases de mode calme, en raison de la prédominance du Tachidiidae *Microarthridion fallax*.

Dans les sables vaseux, l'abondance d'*Asellopsis intermedia* fait que les Laophontidae ont une prédominance écrasante. Les Cletodidae, pourtant si nombreux, ne représentent pas 1 % du peuplement. Dans les sables propres de mode battu, ce sont les Tachidiidae (grâce à *Thompsonula hyaenae*) et le Canuellidae *Canuella perplexa* qui se partagent la quasi-totalité de la population. Le peuplement des sables de haut niveau est réparti dans un grand nombre de familles, où les formes endo- et mésopsammiques imposent l'ordre suivant : Laophontidae (*Asellopsis intermedia*), Cletodidae (*Tryphoema bocqueti*), Ectinosomidae (*Arenosetella incerta*).

Source : MNHN, Paris

3) *Répartition des espèces*

Nous avons entrevu, à propos de la répartition des familles, que la distribution des espèces dans les différents peuplements dépend de nombreux paramètres écologiques, dont les principaux se dégagent de l'analyse bionomique : granulométrie, teneur en vase, salinité, hydrodynamisme, température. C'est d'ailleurs également la conclusion de McIntyre (1969), ainsi que celle de Soyer (1971) qui a dû cependant y ajouter la bathymétrie.

D'autres facteurs semblent intervenir, mais ils ne sont, en fait, que des corollaires des premiers (oxygène disponible, pH, niveau, variations saisonnières, etc...). On peut donc résumer l'influence respective de ces facteurs physico-chimiques, au niveau de chaque peuplement, de la façon suivante :

— Les vases sableuses, zone de mélange entre des sables fins et la vase pure, ont l'indice de diversité le plus élevé (avec les sables vaseux). De plus, le peuplement comporte un grand nombre d'espèces électives (tableau 25). Par contre, la quantité moyenne d'individus (1 035) est nettement la plus faible des six peuplements. L'euryhalinité, relativement faible, du milieu interstitiel ne peut être la cause de cette pauvreté, qui doit plutôt être recherchée dans un hydrodynamisme parfois assez violent pour remanier le sédiment sur une grande épaisseur.

— Les vases de mode calme sont, comme leur nom l'indique, hydrodynamiquement plus stables. La diversité spécifique est un peu plus faible que précédemment, mais la densité est déjà triple (3 325). *Enhydrosoma propinquum*, exigeant une certaine fraction sableuse et une certaine stabilité haline, régresse considérablement, de même que *Halectinosoma cooperatum*. Par contre, on voit apparaître les espèces endémiques d'estuaires.

— Dans les vases d'estuaires, les formes vasicoles strictes et très euryhalines trouvent leur biotope d'élection. L'indice de diversité est moyen. *Microarthridion fallax* y est encore prédominante, mais seulement en tant qu'accompagnatrice, laissant la place aux espèces endémiques des estuaires comme *Nannopus palustris*, *Stenhelia (D.) palustris bispinosa*, *Halectinosoma curticorne*, *Platychelipus littoralis*, etc... La densité moyenne (2 998) est un peu plus faible que dans le faciès précédent.

Dans ces trois faciès, où la vase est l'élément dominant, *Asellopsis intermedia* n'est représentée qu'en quantités très faibles. Elle ne devient importante que dans les faciès sableux.

— Les sables vaseux comportent un grand nombre d'espèces, et leur indice de diversité est le plus élevé des six. Mais ce biotope est peuplé presqu'exclusivement par une espèce : *Asellapsis intermedia*. Bien que celle-ci ait un cycle de reproduction annuel, (Lasker *et al.*, 1970), le peuplement a la seconde densité : 5 920 individus en moyenne (pour 500 cm³).

— L'indice de diversité des sables propres de mode battu (3,4) met en relief les effets d'une absence quasi-totale de vase liée à un hydrodynamisme souvent violent. C'est ainsi que deux espèces (*Thompsonula hyaenae* et *Canuella perplexa*), toutes deux excellentes nageuses et fouisseuses, se partagent 96,2 % du peuplement. Pourtant, celui-ci est le plus riche quantitativement, avec une moyenne de 6 222 individus pour 500 cm³ de sédiment. Nous avons là l'un des biotopes les plus « spécialisés » que nous pouvons rencontrer. Ceci rejoint les conclusions de nombreux auteurs, en particulier de Renaud-Debyser et Salvat (1963), selon lesquelles un biotope aux caractéristiques fortement typées renferme peu d'espèces mais beaucoup d'individus.

— L'hétérogénéité des sables de haut niveau, souvent pourvus d'une fraction pélitique assez conséquente sur le littoral continental, se traduit par un nombre important d'espèces électives ou préférantes. La granulométrie plus grossière de ces sables permet l'installation prédominante des formes typiquement interstitielles, auxquelles s'ajoute *Asellopsis intermedia*, préférante des sables vaseux. On remarquera aussi que la plupart des formes eurytopes (*Tachidius discipes*, *Ameira scotti*, *Nitocra typica*, *Paronychocamptus nanus*) sont électives ou préférantes de ce biotope. La densité moyenne est assez faible (2 182) ; encore faut-il tenir compte du nombre important de prélèvements où cette densité était réduite à quelques individus, en particulier dans les sables dépourvus de vase, et qui ne sont pas inclus dans ce calcul.

Les variations saisonnières peuvent modifier provisoirement l'aspect de ces peuplements. Il est donc nécessaire, si l'on veut avoir un aspect moyen, d'opérer sur une période assez longue. A mon sens, dans la zone intertidale, un peuplement doit se définir, au minimum, sur un cycle annuel complet.

On observe donc, en résumé, une nette différence de peuplement entre le littoral continental et la côte de l'île de Ré (du moins en ce qui concerne les plages prospectées). Sur le continent, les formes

Source : MNHN, Paris

limicoles et eurybalines sont de plus en plus importantes en allant de Aytré vers le fond du Pertuis d'Antioche. Sur la côte de l'île de Ré, on trouve en abondance les formes sabulicoles strictes, ainsi que de nombreuses formes phytophiles.

En somme, dans la zone intertidale d'une région donnée, ce sont essentiellement la granulométrie des sables et la proportion de vase (à laquelle est liée la teneur en matières organiques) qui semblent régler la présence ou l'absence de telle ou telle espèce dans le sédiment. L'hydrodynamisme, le niveau, la salinité peuvent intervenir secondairement pour favoriser ou éliminer certaines formes. Enfin, la température provoque des variations saisonnières de densité à l'intérieur du peuplement. Mais ceci est très schématique car, en fait, tous ces paramètres sont étroitement liés : la teneur en pélites est directement fonction de l'intensité de l'hydrodynamisme, donc de la configuration des lieux et du niveau ; il en va de même pour l'eurybalinité ; un hydrodynamisme violent a tendance à réduire la diversité spécifique, etc...

II. — INTÉRÊTS COMPARÉS DES MÉTHODES QUALITATIVE ET QUANTITATIVE

Comme le fait remarquer Soyer, les méthodes quantitatives ont été jusqu'ici fort peu employées dans les études méiofaunistiques. A ma connaissance, cet auteur est même le premier à en avoir utilisé une systématiquement pour l'analyse de peuplements de Copépodes Harpacticoïdes. C'est grâce à cette méthode que j'ai pu définir les principaux peuplements du littoral charentais, à l'aide de 53 espèces seulement, soit 51 % du nombre total. Les deux communautés reconnues, elles, peuvent être définies à partir de 41 espèces.

1) *Espèces dominantes*

Le tableau 59 (v. p. 000) indique le nombre d'espèces dominantes dans chaque peuplement, ainsi que leur proportion et le pourcentage de population qu'elles représentent (dominances cumulées).

Le nombre de ces espèces, dont la dominance générale moyenne est, rappelons-le, supérieure ou égale à 1 %, varie entre 2 et 11, et il semble indépendant du nombre total d'espèces, ce qui confirme les conclusions de Soyer. Par contre, le nombre d'espèces dominantes paraît être en relation avec le degré de spécialisation du milieu : d'une façon générale, dans la zone intertidale, où les conditions physico-chimiques sont très rigoureuses, il y a peu d'espèces dominantes. De plus, les biotopes où l'un ou l'autre des principaux paramètres écologiques domine le plus nettement sont ceux où l'on observe le moins d'espèces dominantes : deux ou trois espèces constituent la quasi-totalité de la population. C'est le cas dans les sables propres de mode battu et les sables vaseux de mode semi-abrité, par exemple ; dans les vases d'estuaires, l'euryhalinité opère également une certaine sélection. Par contre, c'est dans le milieu hétérogène que sont les sables de haut niveau que l'on observe la plus forte proportion d'espèces dominantes, sans doute en raison de la multiplicité des niches écologiques.

Contrairement à Soyer, je n'ai pas observé de relation entre l'indice de diversité d'un peuplement et la proportion d'espèces dominantes.

La méthode quantitative fait également apparaître l'importance relative de ces espèces dans le peuplement. Plus encore que dans les peuplements côtiers décrits par Soyer en Méditerranée occidentale, les faciès de la zone intertidale charentaise sont caractérisés par la forte dominance de quelques espèces entraînant, corrélativement, la diminution de celle des autres formes du peuplement. Le cas extrême se rencontre dans les sables vaseux, où *Asellopsis intermedia* représente, à elle seule, près de 90 % du peuplement. Excepté dans les sables de haut niveau, où *A. intermedia* ne constitue « que » 27 % de la population, tous les peuplements contiennent au-moins une espèce dont la dominance générale moyenne avoisine 35 %. Les 9/10^{e} des individus sont concentrés en deux ou trois espèces.

La dominance globale des espèces dominantes de chaque peuplement est considérable : elle varie de 92,8 % à 97,3 %. Elle est donc très constante et représente la quasi-totalité des individus,

Source : MNHN, Paris

traduisant ainsi la bonne adaptation de ceux-ci à leur milieu. Ces taux donnent également une idée du degré de rigueur des biotopes intertidaux.

2) *Espèces caractéristiques, électives ou préférantes*

Le tableau 59 (v. p. 000) indique le nombre de formes considérées comme caractéristiques, électives ou préférantes d'après leur coefficient de fidélité, ainsi que leur dominance générale moyenne cumulée, pour chaque peuplement.

On remarque au premier abord qu'il n'y a qu'une seule espèce caractéristique (*Microarthridion littorale*, dans les vases d'estuaires). A mon avis, ceci est le signe d'une certaine homogénéité de ce que l'on pourrait appeler la biocénose des substrats meubles intertidaux. C'est ainsi, que parmi les espèces principales rencontrées sur le littoral charentais, 9 sont communes à la communauté des vases intertidales et à la communauté des sables intertidaux : *Canuella perplexa*, *Pseudobradya minor*, *Euterpina acutifrons*, *Tachidius discipes*, *Microarthridion fallax*, *Enhydrosoma propinquum*, *Tryphoema bocqueti*, *Paronychocamptus nanus* et *Asellopsis intermedia*.

On a pu constater, au cour de l'analyse détaillée, que les deux ou trois espèces de chaque peuplement ayant les plus fortes dominances sont en général électives ou préférantes du peuplement en question. Seules, y font exception *Asellopsis intermedia* (dans les sables de haut niveau) et *Microarthridion fallax* (dans les vases d'estuaires). De ce point de vue, la population de la zone intertidale est beaucoup plus « typée » que celle de la zone sublittorale de Méditerrannée occidentale, dont les espèces les plus dominantes ne sont souvent qu'accompagnatrices.

Il semble, d'autre part, qu'il y ait une corrélation entre la proportion de formes dont le coefficient de fidélité est supérieur à 50 et l'hétérogénéité du substrat. Comme dans le cas des espèces dominantes, les vases sableuses et les sables de haut niveau ont la plus forte proportion d'espèces de ce type. Cependant, les sables propres, pourtant très homogènes, ont une proportion élevée de formes électives. Mais n'oublions pas que, parmi celles-ci, la moitié sont planctoniques ou phytophiles. En fait, le nombre de formes inféodées à un milieu dépend de la diversité des niches écologiques offertes par le biotope, mais aussi de la vitalité de chacune de ces formes, de ses besoins en nourriture, et de son influence sur les autres espèces. Malheureusement, en ce qui concerne les Harpacticoïdes, nos connaissances dans ce domaine sont très limitées.

La dominance générale moyenne cumulée des espèces caractéristiques, électives ou préférantes est maximale dans les sables propres et minimale dans les vases d'estuaires. Elle varie entre 56,8 % et 98,1 %. En comparaison avec les valeurs indiquées par Soyer (1971), on peut conclure que les six faciès mis en évidence par la méthode quantitative sont bien individualisés, en particulier les sables vaseux et les sables propres.

Par rapport aux résultats de Soyer en Méditerranée occidentale, on note donc, en général, une plus grande proportion d'espèces inféodées aux différents faciès, ainsi qu'une dominance bien plus élevée de ces formes. On peut en déduire que la quantité de niches écologiques utilisables par les Harpacticoïdes est moins élevée dans la zone intertidale d'une mer à fortes marées qu'elle ne l'est dans la zone sublittorale et, *a fortiori*, dans les zones plus profondes. Ceci est à mettre en rapport avec l'instabilité des conditions écologiques en zone intertidale, instabilité qui va de pair avec une uniformisation des facteurs abiotiques à l'intérieur de chaque faciès. Et l'ont peu en déduire, encore une fois, une remarquable adaptation des espèces principales aux biotopes rigoureux de la zone intertidale.

Il n'en demeure pas moins que l'utilisation de méthodes **quantitatives** reste pleinement justifiée, en particulier pour mettre en évidence le passage progressif d'un faciès à un autre (vases de mode calme et vases d'estuaires). De plus, comme l'explique Soyer, « la sélection des espèces à partir d'une dominance égale ou supérieure à 1 % conduit à retenir une proportion particulièrement stable de la population, quel que soit le peuplement considéré ». Enfin, « le calcul du coefficient de fidélité, qui fait intervenir la fréquence relative (présence) et la dominance générale partielle, permet de déterminer de manière objective les préférences des espèces et leur importance au sein des peuplements » (Soyer, 1971). Dans notre cas, il s'en dégage un certain nombre de formes électives ou préférantes qui permettent de bien définir chaque faciès. Cependant, la zone intertidale est une aire très restreinte, et il est nécessaire

Source : MNHN, Paris

de confronter les résultats avec ceux de travaux similaires dans la zone sublittorale. On s'aperçoit ainsi que certaines formes sont en fait caractéristiques de biotopes plus profonds ; mais la plupart des espèces dominantes des communautés reconnues ici sont endémiques de la zone intertidale ou du haut de la zone sublittorale.

Il est vrai que l'analyse **qualitative** nous a également donné de bons résultats. Mais, outre le risque de devoir considérer (comme Noodt, 1957) la plupart des espèces comme eurytopes, elle ne permet pas l'étude des zones de transition. Par exemple, sur le diagramme-treillis (figure 14), *A. intermedia* est classée avec les sabulicoles strictes, alors qu'elle préfère nettement les sables envasés. La méthode qualitative est surtout utile, et même nécessaire, pour mettre en évidence la structure propre à chaque peuplement. De plus, en signalant les espèces communes à différents faciès, elle nous renseigne sur les relations entre les peuplements et leur homogénéité. Je pense donc que ces deux méthodes sont parfaitement complémentaires et devraient être appliquées à l'étude de la plupart des peuplements de méiofaune, ne serait-ce que pour uniformiser la présentation des résultats et permettre des comparaisons toujours fructueuses. C'est d'ailleurs ce que vient récemment de faire Vittello (1972) dans son étude des Nématodes marins de fonds envasés de Provence occidentale.

III. — VALEUR BIOCÉNOTIQUE DES PEUPLEMENTS

Comme cela a été dit au début de cet exposé, on peut discuter de la valeur de chacun des peuplements définis dans ce travail. Par exemple, Soyer (1971) n'accorde le qualificatif de « faciès » qu'à des peuplements qui correspondent à des zones de transition entre deux ou plusieurs communautés ou sous-communautés. Mais, encore une fois, la zone intertidale me semble beaucoup trop restreinte pour y faire tant de subdivisions. Je ne distingue donc que deux groupements sur le littoral charentais :

1) Les **communautés**, réduites à deux :

— la communauté des vases intertidales, à *Microarthridion fallax*, *Nannopus palustris*, *Pseudobradya minor*, *Stenhelia (D.) palustris bispinosa*, *Platychelipus littoralis*, *Halectinosoma curticorne*, *H. cooperatum*, *Enhydrosoma propinquum*, *E. gariene*, *Cletodes smirnovi*, *Paronychocamptus nanus* etc...

— la communauté des sables intertidaux, à *Asellopsis intermedia*, *Thompsonula hyaenae*, *Canuella perplexa*, *Tryphoema bocqueti*, *Arenosetella incerta*, *Paraleptastacus spinicauda*, etc...

Il convient, à mon sens, de définir les communautés par un nombre d'espèces plus grand qu'il n'est nécessaire pour un faciès.

2) Les **faciès**, au nombre de trois dans chaque communauté, qui correspondent au développement particulièrement abondant d'une, deux ou, au maximum, trois espèces les plus importantes de la communauté, sous l'influence de certains facteurs écologiques. Nous avons ainsi :

— le faciès des vases sableuses, de mode semi-abrité, à *Enhydrosoma propinquum*, *Halectinosoma cooperatum* et *Cletodes smirnovi*, qui correspond à un sédiment où la vase et le sable fin sont en quantités à peu près égales. Les espèces très eurybalines sont en général présentes, mais avec des dominances très faibles.

— le faciès des vases de mode calme, à *Microarthridion fallax* et *Pseudobradya minor*, où la vase est nettement l'élément dominant du substrat. L'euryhalinité ne s'y fait pas encore trop sentir, mais suffisamment, cependant, pour que les espèces typiquement eurybalines commencent à présenter des dominances appréciables.

— le faciès des vases d'estuaires, à *Nannopus palustris*, *Stenhelia (D.) palustris bispinosa* et *Microarthridion fallax*, où l'euryhalinité affaiblit l'importance de *M. fallax* et favorise au maximum le développement des espèces endémiques des estuaires. Ce faciès a évidemment de fortes affinités avec le précédent puisque sept prélèvements appartiennent aussi bien à l'un qu'à l'autre.

— le faciès des sables vaseux, de mode semi-abrité, à *Asellopsis intermedia*, qui correspond à des sables fins envasés, très favorables au développement de l'espèce dominante. Il s'y ajoute de nombreuses autres formes, mais les plus importantes sont, soit des sabulicoles tolérantes, soit des vasicoles tolérantes.

Source : MNHN, Paris

— le faciès des sables propres, de mode battu, à *Thompsonula hyaenae* et *Canuella perplexa*. C'est le biotope typique des sabulicoles strictes. Les espèces mésopsammiques ne s'y développent que difficilement en raison de l'intensité de l'hydrodynamisme et, peut-être aussi, d'une granulométrie trop fine. Par contre, la diversité spécifique est enrichie par la présence d'espèces phytophiles provenant des massifs rocheux voisins.

— le faciès des sables de haut niveau, à *Tryphoema bocqueti*, *Arenosetella incerta* et *Asellopsis intermedia*, légèrement vaseux, mais dont la granulométrie et l'hétérogénéité permettent le développement des espèces mésopsammiques, qui dominent le peuplement.

On remarquera que ces sédiments fins comportent des peuplements beaucoup plus diversifiés que ceux que l'on trouve sur le littoral des Landes, dans des sables plus grossiers (Noodt, 1955*b* ; Renaud-Debyser et Salvat, 1963*b*).

Bien entendu, il est possible de rencontrer des intermédiaires entre ces faciès, comme le montrent certains chevauchements et quelques prélèvements atypiques.

Les variations saisonnières des espèces principales (signes de l'action de la température sur les cycles de reproduction) peuvent donner différents **aspects** à ces peuplements, mais sans en changer profondément la structure.

Mais la valeur de ces peuplements serait d'intérêt purement local si la plupart d'entre eux n'avaient des équivalents dans le monde entier. En France, tout d'abord, et en particulier sur les côtes de Méditerranée, de la Manche et de l'Atlantique (Landes), les travaux de Chappuis, Delamare Deboutteville, Noodt, Bozic et Renaud-Debyser ont montré l'existence d'une faune typiquement mésopsammique dans les sables grossiers du haut des estrans. Mais nous avons vu que ce contingent n'était pas le seul à pouvoir se développer dans la zone intertidale. En Europe (Mer du Nord, Baltique, Mer Noire, Manche, Atlantique), nous avons vu que les autres faciès ont été tous plus ou moins nettement reconnus par de nombreux auteurs. Après Thorson, pour le macrobenthos, Por est le premier à avoir employé le terme d' « isocommunautés » pour désigner ces peuplements parallèles.

Les Harpacticoïdes des pays tropicaux sont moins bien connus. Cependant, les travaux de Nicholls en Australie, de Chappuis sur la faune de Madagascar, de Krishnaswamy, Rao et Ganapati sur les côtes de l'Inde, ceux de Renaud-Debyser aux Bahamas, de Rouch en Amérique du Sud, de Wells dans le Mozambique, etc..., nous laissent supposer que, avec plus ou moins de formes vicariantes, ces peuplements intertidaux ont des équivalents un peu partout dans le monde.

De plus, on a vu qu'ils ont souvent un prolongement logique dans la zone sublittorale : les sables fins infralittoraux succèdent aux sables fins eulittoraux, les sables grossiers de haut niveau peuvent avoir leur équivalent dans la zone sublittorale (Scheibel, 1973), les vases peuvent se continuer vers le large, etc...

Comme le fait remarquer Soyer (1971), l'apport de l'étude du méiobenthos peut être important dans les travaux d'écologie générale, « à condition qu'il soit possible de montrer une certaine correspondance entre la **macrofaune** et la méiofaune ». Parallèlement à mon étude des Copépodes Harpacticoïdes des substrats meubles des côtes charentaises, G. Faure avait entrepris celle de la bionomie et de l'écologie de la macrofaune. Les circonstances ne lui ont pas permis d'envisager tous les types de peuplements, mais les résultats qu'il a obtenus, en particulier dans les faciès sableux, montrent un découpage des estrans à peu près superposable à celui auquel j'aboutis. La différence essentielle réside dans le fait que, en ce qui concerne les Harpacticoïdes, les individus sont beaucoup plus nombreux et permettent des appréciations plus fines sur la nature du substrat et les facteurs physico-chimiques du milieu.

La valeur biocénotique des peuplements de la méiofaune a été remise en question par de nombreux auteurs. Tout en croyant que beaucoup d'espèces d'Harpacticoïdes étaient eurytopes, Noodt (1957, 1970) a tout de même reconnu (d'une façon qualitative) la plupart des contingents faunistiques de la zone intertidale des côtes allemandes et de Finlande. Wieser (1960) discute la valeur des « communautés » définies à partir de certains Nématodes, et se demande si l'on ne doit pas les considérer comme de simples combinaisons faunistiques déterminées seulement par la proportion de sable et de pélites. Quant à McIntyre (1969), il conclut que la méiofaune peut rarement servir à définir une communauté, en raison de la petite taille de ses éléments, mais il reconnaît que les espèces caractéristiques peuvent accroître la précision de la description des communautés benthiques. De son côté, Vitiello (1972)

Source : MNHN, Paris

a mis récemment en évidence, à l'aide de la méthode quantitative, des peuplements de Nématodes caractéristiques de certains biotopes.

Pour ma part, je ne suis pas éloigné de croire, avec Por, Soyer et Vitiello, qu'une analyse de la méiofaune, si elle est menée sur des bases qualitatives et quantitatives sérieuses, dans une aire suffisamment vaste et sur une période assez longue, peut suffire à mettre en évidence les différents groupes de peuplements de l'aire en question. Les résultats obtenus dans la zone intertidale des côtes charentaises, uniquement à partir des Copépodes Harpacticoïdes, semblent en effet très probants. Néanmoins, l'idéal reste évidemment de pouvoir mener une telle étude en équipe, sur les principaux groupes de la méiofaune (en particulier les Nématodes et les Harpacticoïdes), conjointement avec l'analyse des éléments de la macrofaune et une sédimentologie complète.

IV. — DISTRIBUTION DES PEUPLEMENTS DANS LES DIFFÉRENTES STATIONS

La baie de l'**Aiguillon** ne compte que deux prélèvements de vase pure qui peuvent être considérés à la fois comme des vases de mode calme et comme des vases d'estuaires (Sèvre Niortaise). Ce doit être le cas général de toute la partie envasée de la baie.

A **Aytré**, on peut rencontrer trois types de faciès :

— le plus largement répandu est celui des sables vaseux qui couvrent toute la partie centrale de la plage ; on doit y rattacher également le peuplement du banc de « vase » du haut de l'estran.

— dans les bancs de vase du sud de la plage, le peuplement s'apparente aux vases de mode calme.

— au niveau de la zone de résurgence, là où le sable est plus grossier et plus propre, peut s'installer une faune typiquement mésopsammique.

Châtelaillon présente également différents faciès :

— la partie centrale de la plage est occupée par des sables vaseux, encore plus fins qu'à Aytré. Ce sable peut parfois être recouvert d'une mince pellicule de vase dont le peuplement est à la limite des sables vaseux et des vases (figure 16).

— au nord, le banc de vase qui s'appuie sur la banche calcaire correspond au faciès des vases sableuses. Mais, si l'hydrodynamisme devient plus violent, le peuplement peut alors s'apparenter à celui des sables vaseux.

La présence d'une digue en bordure de plage supprime pratiquement l'étage médiolittoral dans la partie nord.

A **Yves**, la partie proximale de la vasière correspond aux vases de mode calme typiques. Cependant, le prélèvement n° 13, ayant pourtant l'apparence d'une « vase très fluide », a été rattaché aux sables vaseux, de même que le n° 19 qui, lui, en avait bien l'aspect.

L'étroite bande de sable hétérogène, au pied du cordon de galets, peut parfois renfermer une faune mésopsammique typique.

A **Fouras-Nord**, l'hétérogénéité du substrat se traduit par une double appartenance : certains prélèvements sont à rattacher effectivement aux vases de mode calme, mais d'autres contiennent suffisamment de sable pour appartenir aux sables vaseux.

Les Nauteries, à l'embouchure de la Charente, constituent la station-type des vases d'estuaires. Cependant, cinq des prélèvements peuvent aussi bien s'apparenter aux vases de mode calme.

A l'île de Ré, la plage de **Rivedoux** peut présenter les trois faciès sableux :

— la partie basse de la plage située vers les parcs à huîtres est à rattacher aux sables vaseux.

— la partie de la basse plage située plus à l'ouest, près du ponton, présente le faciès des sables propres de mode battu.

— la partie moyenne et la zone de résurgence correspondent au faciès des sables de haut niveau.

Source : MNHN, Paris

Enfin, la plage de **La Couarde**, du moins dans sa partie basse, est entièrement occupée par le peuplement des sables propres de mode battu. Dans sa partie moyenne, au niveau de la zone de résurgence, on peut rencontrer une faune interstitielle typique, mais très appauvrie.

Comme je le disais en commençant cette étude, le littoral charentais présente donc tous les types de biotopes, des sables purs aux vases pures. A part quelques cas spéciaux, il est même rare qu'une plage ne présente pas plusieurs types de faciès, sableux ou vaseux. Ceci confirme l'existence de niches écologiques dans la zone intertidale : une plage est un ensemble complexe de microhabitats de surface réduite. Il n'en demeure pas moins que toutes les plages présentent un faciès dominant qui correspond à la niche écologique la plus répandue, niche qui correspond elle-même aux conditions physico-chimiques dominantes du biotope. La granulométrie des sables et la teneur en pélites jouant un rôle prépondérant dans l'environnement, il est normal qu'une même plage comporte plusieurs faciès, selon le lieu, le niveau et même la saison où l'on se trouve. A mon sens, cela n'empêche pas de distinguer les principaux faciès de la zone intertidale, à condition d'envisager une période suffisamment longue et un grand nombre de prélèvements, de façon à ce que l'aspect général de chaque peuplement puisse se dégager lors de la synthèse des résultats. La définition de ces peuplements peut compléter très utilement les données de la macrofaune, surtout dans la zone intertidale où celle-ci n'est généralement pas très abondante.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ

Les peuplements de Copépodes Harpacticoïdes des principaux biotopes rencontrés dans les substrats meubles de la zone intertidale des côtes charentaises sont analysés à l'aide de deux méthodes complémentaires : la méthode qualitative, classique, et une méthode quantitative identique à celle qui a été appliquée récemment par Soyer (1971) à la zone sublittorale de la côte de Méditerranée occidentale.

La méthode qualitative, grâce au calcul du coefficient d'affinité entre les espèces principales, montre qu'il existe cinq groupes écologiques différents : les sabulicoles strictes, les sabulicoles tolérantes, les vasicoles strictes (endémiques des estuaires), les vasicoles tolérantes et les mésopsammiques.

L'analyse quantitative commence par la mise en évidence de groupes de prélèvements à peuplements affines. Le calcul du coefficient d'affinité a été appliqué à 82 prélèvements et les résultats ont été regroupés sur un diagramme-treillis qui met en évidence six peuplements nettement délimités.

Cette méthode est complétée par l'analyse quantitative et qualitative de chaque peuplement, analyse qui fait intervenir différents critères (dominance, fréquence, présence, coefficient de fidélité, etc...). La structure de chaque peuplement est ensuite déterminée en fonction de l'éthologie des espèces et de leur euryhalinité. Enfin, l'homogénéité qualitative et quantitative de chaque peuplement est estimée à l'aide de l'indice de diversité de Fischer et de l'indice biologique de Sanders.

Finalement, l'ensemble de ces données conduit à définir :

— la communauté des vases intertidales, dans laquelle on peut distinguer : le faciès des vases sableuses de mode semi-abrité, le faciès des vases de mode calme, et le faciès des vases d'estuaires.

— la communauté des sables intertidaux, dans laquelle ont peut distinguer : le faciès des sables vaseux de mode semi-abrité, le faciés des sables fins propres de mode battu, et le faciès des sables de haut niveau.

La plupart des peuplements ainsi délimités ont des équivalents dans le monde entier, de même que beaucoup coïncident avec des unités macrobenthiques connues, ce qui leur confère une valeur bionomique certaine.

ABSTRACT

Populations of harpacticoid copepods from the most important biotops encountered in soft substrates from the intertidal zone of the coast of Charente Maritime are analysed with the aid of two complementary methods : a qualitative, classic method, and a quantitative method identical with on recently applied by Soyer (1971) at the sublittoral zone of the western Mediterranean.

Owing to calculation of the affinity coefficient hetween principal species, the qualitative method shows that there are five different ecological stocks : strict sand-species, tolerant sand-species, strict mud-species (endemic of estuaries), tolerant mud-species and mesopsammic species.

The quantitative analysis begins by the revealing of sets of samples with similar populations. Calculation of the affinity coefficient has been applied at 82 samples, and results have been clustered on a grid-diagram which reveals six populations distinctly defined.

This method is completed by the quantitative and qualitative analysis of each population, analysis which utilizes different criteria (dominance, frequency, presence, coefficient of constancy (fidelity), etc...) then, the structure of each population is determined in relation to ethology and euryhalinity of species. Qualitative and quantitative homogeneity of each population is computed with the aid of the diversity index of Fischer and of the biological index of Sanders.

Source : MNHN, Paris

Finally, the collection of the data results in the estahlishment of the following :

— a community of intertidal muds, in wich we can differentiate : a semi-sheltered facies of sandy muds, a sheltered facies of muds, and a facies of estuarine muds.

— a community of intertidal sands, in which we can distinguish : a semi-sheltered facies of muddy sands, an exposed facies of fine clean sands, and a facies of high-level sands.

Most of the populations so delimited have equivalents all over the world. Likewise, many of them fall in with well-known macrobenthic communities, which gives them a certain bionomical value.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

Ax (P.). 1957. — Die Einwanderung mariner Elemente der Mikrofauna in das limnische Mesopsammal der Elbe. *Verhandl. Deutsche Zool. Ges. Hamburg*, 1956 : 427-435.

Ax (P.) & (R.). 1970. — Das Verteilungsprinzip des subterranen Psammon am Ubergang Meer-Süsswasser. *Mikrofauna des Meeresbodens*, 1 : 1-51.

Bacesco (M.), Dumitresco (H.), Manea (V.), Por (F.) & Mayer (R.). 1959. — Les sables à *Corbulomya (Aloidis) maeotica* (Mil.), base trophique de premier ordre pour les Poissons de la Mer Noire. *Trav. Mus. Hist. nat. « Gr. Antipa »*, 1, 1957 : 305-374.

Barnett (P. R. O.). 1968. — Distribution and ecology of harpacticoid copepods of an intertidal mudflat. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 53 (2) : 177-209.

Barnet (P. R. O.). 1970. — The life cycles of two species of *Platychelipus* Brady (Cop. Harpacticoidea) on an intertidal mudflat. *Ibid.*, 55 (2) : 169-195.

Battaglia (B.). 1959. — Facteur thermique et différenciation saisonnière chez un Copépode Harpacticoïde de la lagune de Venise . *Vie et Milieu*, 10 (1) 1-13.

Baunoin (R.). 1949. — Sur la genèse des sables alvéolaires du littoral charentais, Oléron, Ronce-les-Bains, Ré. *Congrès Sédim. & Quater. France*, 1949 : 3-7.

Baudoin (R.). 1951. — Nouvelles observations sur les sables alvéolaires. *Bull. Soc. Géol. France*, 1 : 213-220.

Baunoin (R.). 1952. — Contribution à l'œcologie et à la biogéographie de la zone intercotidale des Charentes. *C. R. Som. Soc. Biogéogr.*, 251 : 73-82.

Beauchamp (P. de). 1923. — Étude de la bionomie intercotidale. Les îles de Ré et d'Yeu. *Arch. Zool. exp. gén.*, 61 : 455-520.

Becker (K. H.). 1970. — Beitrag zur Kenntnis der Copepoda Harpacticoidea sublitoraler Weichböden in der Kieler Bucht. *Kiel. Meeresforsch.*, 26 (1) : 56-73.

Bilio (M.). 1966. — Die aquatische Bodenfauna von Salzwiesen der Nord- und Ostsee. II. Ökologische Faunenanalyse : Hydrozoa, Nematodes, Rotatoris, Gastrotricha, Halacaridae, Ostracoda, Copepoda. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 51 (1) : 147-195.

Boaden (P. J. S.). — 1968. Water movement, a dominant factor in interstitial ecology. *Sarsia*, 34 : 125-136.

Boaden (P. J. S.) & Platt (H. M.). 1971. — Daily migration patterns in an intertidal meiobenthic community. *Thalass. Jugoslav.*, 7 (1) : 1-12.

Bonin (Ph.). 1964. — Recherches sur la systématique et la distribution des Copépodes Harpacticoïdes des substrats meubles des environs de Marseille. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 51 (35) : 107-183.

Bonin (Ph.). 1967. — Catalogue des nouveaux Copépodes Harpacticoïdes marins. *Mém. Mus. Nat. Hist. nat.*, (Sér. A), 50 (1) : 1-76.

Bonin (Ph.). 1968*a*. — Recherches sur la systématique et la distribution des Copépodes Harpacticoïdes des substrats meubles des environs de Marseille. Note complémentaire. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume*, 59 (43) : 271-277.

Bonin (Ph.). 1968*b*. — Copépodes Harpacticoïdes marins des substrats meubles des environs de La Rochelle. Note préliminaire. *Ibid.*, 59 (43) : 279-283.

Bonin (Ph.). 1968*c*. — Copépodes Harpacticoïdes bathyaux et abyssaux du golfe de Gascogne (Océan Atlantique). *Mém. Mus. Nat. Hist. nat.*, 55 (1) : 1-107.

Bonin (Ph.). 1970. — Copépodes Harpacticoïdes marins des environs de La Rochelle. I. Espèces de la vase intertidale de Châtelaillon. *Téthys*, 2 (2) : 385-436.

Source : MNHN, Paris

Bodin (Ph.). 1971. — Catalogue des nouveaux Copépodes Harpacticoïdes marins. Additif n° 1. *Ibid.*, 2 (4), 1970 : 881-907.

Bodin (Ph.). 1972*a*. — Copépodes Harpacticoïdes marins des environs de La Rochelle. 2. Espèces de la zone intertidale d'Yves. *Ibid.*, 3 (2), 1971 : 411-433.

Bodin (Ph.). 1972*b*. — Copépodes Harpacticoïdes marins des environs de La Rochelle. 3. Espèces de la zone intertidale de Fouras-Nord. *Ibid.*, 3 (4), 1971 : 841-864.

Bodin (Ph.). 1973. — Copépodes Harpacticoïdes marins des environs de La Rochelle. 4. Espèces de la zone intertidale des Nauteries. *Ibid.*, 4 (3), 1972 : 651-682.

Bodin (Ph.). 1974. — Catalogue des nouveaux Copépodes Harpacticoïdes marins. Additif n° 2. *Ibid.*, (sous presse).

Bodin (Ph.), Bodiou (J.-Y.) & Soyer (J.). 1972. — Description d'*Halectinosoma cooperatum* n. sp. (Copepoda, Harpacticoida) récoltée sur le littoral Charentais (Atlantique) et sur la côte des Albères (Méditerranée occidentale). *Vie et Milieu*, 22 (1-A), 1971 : 113-120.

Boisseau (J.-P.) & Renaud (J.). 1955. — Répartition de la faune interstitielle dans un segment de plage sablo-vaseux du Bassin d'Arcachon. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 241 : 123-125.

Bougis (P.). 1946. — Analyse quantitative de la microfaune d'une vase marine à Banyuls. *Ibid.*, 222 : 1122-1124.

Bougis (P.). 1950. — Méthode pour l'étude quantitative de la microfaune des fonds marins (méiobenthos). *Vie et Milieu*, 1 (1) : 23-38.

Bourcart (J.). 1953. — Note sur l'érosion marine de la côte entre La Tranche (Vendée) et l'île Madame (Charente-Maritime). *Bull. Inf. C.O.E.C.*, 9 : 396-401.

Bourcart (J.) & Francis-Bœuf (C.). 1939. — Sur la véritable signification des sables vaseux et des vases sableuses. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 209 (15) : 568-570.

Bourcart (J.) & Francis-Bœuf (C.). 1942. — La Vase. *Actual. Scient. et Indus.*, 927 (1) : 1-67.

Bozic (B.). 1953. — Sur quelques Copépodes Harpacticoïdes des sables de Roscoff. Description de *Rhizothrix (Adelopoda) bocqueti*, n. sp. *Arch. Zool. exp. gén.*, 91, Note et Revue (1) : 17-24.

Bozic (B.). 1954. — Copépodes Harpacticoïdes des sables des environs de Roscoff. Description de quelques formes nouvelles. *Ibid.*, 92 (1) : 1-12.

Bozic (B.). 1964*a*. — Copépodes Harpacticoïdes et Cyclopoïdes de la Réunion. II. Plage Saint-Pierre. *Bull. Mus. Nat. Hist. nat.*, 36 (4) : 481-499.

Bozic (B.). 1964*b*. — *Tisbisoma spinisetum*, n. gen., n. sp., Copépode Harpacticoïde de la Réunion. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 89 (2-3) : 219-225.

Bozic (B.). 1967. — Deux Copépodes Harpacticoïdes de l'Inde. *Bull. Mus. Nat. Hist. nat.*, 38 (6) : 869-873.

Bozic (B.). 1968. — Copépodes de la Réunion. III. *Brianola curvirostris* n. sp., *Ibid.*, 40 (3) : 570-573.

Bozic (B.). 1969. — Copépodes Harpacticoïdes de la Réunion. VI. *Ibid.*, 41 (4) : 867-882.

Bush (L. F.). 1966. — Distribution of sand fauna in beaches at Miami, Florida. *Bull. Mar. Science*, 16 (1) : 58-75.

Callame (B.). 1960. — Étude sur la diffusion des sels entre les eaux surnageantes et les eaux d'imbibition dans les sédiments marins littoraux. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 1181 : 1-19.

Callame (B.). 1961*a*. — Contribution à l'étude du milieu meuble intercotidal (côtes Charentaises). *Trav. C. Rech. Et. Océanogr.*, 6 (1-2-3) : 1-118.

Callame (B.). 1961*b*. — Note sur les échanges de phosphates entre l'eau interstitielle des sédiments marins et l'eau qui les recouvre. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 1201 : 1-8.

Callame (B.). 1963. — Le milieu interstitiel dans les sédiments sableux intercotidaux. *Ibid.*, 60 (1271) : 1-32.

Callame (B.). 1967. — Sur la diffusion de l'oxygène à l'intérieur des sédiments marins. *Trav. C. Rech. Et. Océanogr.*, 7 (2) : 25-29.

Callame (B.). 1968. — Étude d'hydrologie côtière à La Rochelle-La Pallice (Charente-Maritime) de 1964 à 1967. *Ibid.*, 7 (3-4) : 43-52.

Carvalho (J.-P.). 1945. — Copépodos de Caioba e baia de Guaratuba. *Arqu. Mus. Paranaense*, 4 (3) : 83-116.

Champeau (A.). 1967. — États de quiescence déterminés chez le Copépode Harpacticoïde *Cletocamptus retrogressus* Schmankevitsch par des variations de chlorinité, de température et par dessication. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 265 : 248-251.

Source : MNHN, Paris

CHAMPEAU (A.). 1970. — Recherches sur l'écologie et l'adaptation à la vie latente des Copépodes des eaux temporaires provençales et corses. *Thèse Fac. Sci. Univ. Aix-Marseille* : 1-360.

CHAPPUIS (P. A.). 1952. — Copépodes Harpacticoïdes psammiques de Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madagascar*, sér. A, 7 (2) : 145-160.

CHAPPUIS (P. A.). 1954. — Recherches sur les Crustacés souterrains. IV-Copépodes psammiques des plages du Roussillon. *Arch. Zool. exp. gén.*, 91 (1) : 35-50.

CLARK (M. E.). 1971. — The factors affecting the distribution of the copepod fauna of supralittoral rockpools. *Vie et Milieu*, Suppl. n° 22 : 347-355.

COULL (B. C.). 1969. — Hydrographic control of meiobenthos in Bermuda. *Limnol. Oceanogr.*, 14 (6) : 953-957.

COULL (B. C.). 1970*a*. — Shallow water meiobenthos of the Bermuda platform. *Oecologia (Berl.)*, 4 : 325-357.

COULL (B. C.). 1970*b*. — Harpacticoid copepods from Barbados and Jamaica, W.I. with descriptions of two new species. *Caribb. J. Sci.*, 10 (3-4) : 127-133.

COULL (B. C.). 1971. — Meiobenthic Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) from the North Carolina continental shelf. *Cah. Biol. Mar.*, 12 : 195-237.

COULL (B. C.) & HERMAN (S. S.). 1970. — Zoogeography and parallel level-bottom communities of the meiobenthic Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) of Bermuda. *Oecologia*, 5 (4) : 592-599.

COULL (B. C.) & VERNBERG (W. B.). 1969. — Harpacticoid copepod respiration : comparison of a benthic and semi-benthic species. *Amer. Zool.*, 9 (4) : 1142-1143.

DEBYSER (J.). 1952. — Variation du pH dans l'épaisseur d'une vase fluvio-marine. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 234 : 741-743.

DEBYSER (J.). 1959. — Contribution à l'étude géochimique des vases marines. *Rev. Inst. fr. Pétrole*, thèse 1-210.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE (C.). 1951. — Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. Hermann Édit., Paris.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE (C.). 1954. — La faune des eaux souterraines littorales des plages de Tunisie. *Vie et Milieu*, 4 (2), 1953 : 141-170.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE (C.). 1955. — L'écologie du Mystacocaride *Derocheilocaris remanei* f. *biscayensis* Delamare sur les côtes du Golfe de Gascogne. *Ibid.*, 5 (3), 1954 : 310-329.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE (C.). 1960. — Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. Hermann Édit., 1-740.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE (C.), GERLACH (S.) & SIEWING (R.). 1955. — Recherches sur la faune des eaux souterraines littorales du Golfe de Gascogne. *Vie et Milieu*, 5 (3), 1954 : 374-407.

DINET (A.). 1971. — Copépodes Harpacticoïdes d'un sable fin organogène des environs de Marseille. *Téthys*, 2 (3) : 747-762.

DINET (A.). 1972*a*. — Étude écologique des variations quantitatives annuelles d'un peuplement de Copépodes Harpacticoïdes psammiques. *Ibid.*, 4 (1) : 95-112.

DINET (A.). 1972*b*. — Reproduction, développement et croissance de *Bulbamphiascus imus* (Brady) et *Halectinosoma herdmani* (T. & A. Scott), Copepoda, Harpacticoïda. *Ibid.*, 4 (2) : 437-444.

DJOUNKOVSKI (N. N.) & BOJITHC (P. K.). 1959. — La houle et son action sur les côtes et les ouvrages côtiers. Eyrolles et Gauthier-Villars Édit., Paris : 1-404.

DUSSART (B.). 1967. — Les Copépodes des eaux continentales d'Europe occidentale. I. Calanoïdes et Harpacticoïdes. Édit. N. Boubée & C^ie^, Paris : 1-500.

FAIDEAU (F.). 1921. — Les Mollusques comestibles des côtes d'Aunis. *Ann. Soc. Sci. Nat. Charente-Inf.*, 3 : 1-21.

FAURE (G.). 1970. — Bionomie et écologie de la macrofaune des substrats meubles des côtes Charentaises. *Téthys*, 1 (3), 1969 : 751-778.

FENCHEL (T.). 1971. — The reduction-oxidation properties of marine sediments and the vertical distribution of the microfauna. *Vie et Milieu*, Suppl. n° 22 : 509-521.

FENCHEL (T.) & JANSSON (B. O.). 1966. — On the vertical distribution of the microfauna in the sediments of a brackish-water beach. *Ophelia*, 3 : 161-177.

FENCHEL (T.) & RIELD (R. J.). 1970. — The sulfide system : a new biotic community underneath the oxidized layer of marine sand bottoms. *Mar. Biol.*, 7 (3) : 255-268.

Source : MNHN, Paris

Fenchel (T.) & Straarup (B. J.). 1971. — Vertical distribution of photosynthetic pigments and the penetration of light in marine sediments. *Oikos*, 22 (2) : 172-182.

Feuillet (M.). 1971. — Relations entre les eaux interstitielles des fonds sédimentaires ostréicoles et le milieu hydrobiologique. Le bassin des Chasses des Sables d'Olonne. *Rev. Tra. Inst. Pêches marit.*, 35 (4) : 435-442.

Filipjev (I. N.). 1918. — Svohodnoybioushchiya morskiya nematody okrest nosteij Sevastopolya. *Trudy osob. zool. Lab. sebastop. biol. Sta.*, 4 (2) : 1-614.

Fischer (R. A.), Corbet (A. S.) & Williams (C. B.). 1943. — The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Jour. Anim. Ecol.*, 12 : 42-58.

Fize (A.). 1964. — Contribution à l'étude de la microfaune des sables littoraux du golfe d'Aigues-Mortes. *Vie et Milieu*, 14 (4) : 669-774.

Francis-Bœuf (C.). 1942. — Sur la présence du scborre et sa signification dans les estuaires *C. R. S. Soc. Géol. Fr.*, 15 : 182-183.

Francis-Bœuf (C.). 1947*a*. — Physiologie des sédiments marins. Production et consommation d'oxygène par la pellicule superficielle des vases fluvio-marines. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 225 : 820-822.

Francis-Bœuf (C.). 1947*b*. — Recherches sur le milieu fluvio-marin et les dépôts d'estuaire. Thèse Fac. Sci. Paris, Masson & C^ie^ Édit. : 149-344.

Francis-Bœuf (C.). 1948. — Sur la possibilité de concevoir une physiologie des sédiments marins. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, 8 (1) : 37-46.

Francis-Bœuf (C.). 1949. — Observations sur le milieu fluvio-marin de la Charente en période d'étiage. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 229 : 1253-1255.

Galhano (M. H.). 1970. — Contribuição para o conhecimento da fauna intersticial em Portugal. *Pub. Inst. Zool. « A. Nobre »*, 110 : 1-207.

Geddes (D. C.). 1972. — The Copepoda Harpacticoida of Anglesey and the North Wales coast. *The Naturalist*, 921 : 61-76.

Gerlach (S. A.). 1971. — On the importance of marine meiofauna for benthic communities. *Oecologia (Berl.)*, 6 : 176-190.

Glemarec (M.). 1964. — Bionomie benthique de la partie orientale du Golfe du Morbihan. *Cah. Biol. mar.*, 5 (1) : 33-96.

Gray (J. S.) & Rieger (R. M.). 1971. — A quantitativ study of the meiofauna of an exposed sandy beach, at Robin Hood's Bay, Yorkshire. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 51 (1) : 1-19.

Guérin (J.). 1905. — Notes préliminaires sur les gisements de Mollusques comestibles des côtes de France. I — Les côtes de la Charente-Inférieure. *C. R. Ass. fr. Av. Sc.*, 33 : 1-28.

Guille (A.) & Soyer (J.). 1968. — La faune benthique des substrats meubles de Banyuls-sur-Mer. Premières données qualitatives et quantitatives. *Vie et Milieu*, 29 (2-B) : 323-360.

Harris (R. P.). 1972*a*. — The distribution and ecology of the interstitial meiofauna of a sandy beach at Whitsand Bay, east Cornwall. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 52 (1) : 1-18.

Harris (R. P.). 1972*b*. — Seasonal changes in the meiofauna population of an intertidal sand beach. *Ibid.*, 52 (2) : 389-403.

Harris (R. P.). 1972*c*. — Seasonal changes in population density and vertical distribution of harpacticoid copepods on an intertidal sand beach. *Ibid.*, 52 (3) : 493-506.

Hartog (C. den). 1964. — Typologie des Brackwassers. *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, 10 (1-4) : 377-390.

Heip (C.). 1971. — The succession of benthic micrometazoans in a brackish water habitat. *Biol. Jaarb.*, 39 : 191-196.

Heip (C.). 1972. — The reproductive potential of copepods in brackish water. *Mar. Biol.*, 12 (3) : 219-221.

Husmann (S.). 1967. — Klassifizierung mariner, brackiger und limnischer Grundwasserbiotope. *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, 16 : 271-278.

Jaccard (P.). 1902. — Lois de distribution florale dans la zone alpine. *Bull. Soc. vaud. Sci. nat.*, 38 : 59-130.

Jansson (B. O.). 1967*a*. — The availability of oxygen for the interstitial fauna of sandy beaches. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 1 : 123-143.

Jansson (B. O.). 1967*b*. — Diurnal and annual variations of temperature and salinity of interstitial water on sandy beaches. *Ophelia*, 4 : 173-201.

Source : MNHN, Paris

JANSSON (B. O.). 1967*c*. — The significance of grain size and pore water content for the interstitial fauna of sandy beaches. *Oikos*, 18 (2) : 311-322.

JANSSON (B. O.). 1968*a*. — Studies on the ecology of the interstitial fauna of marine sandy beaches. *Thèse Univ. Stockh., Dep. Zool. Askölab.* : 1-16.

JANSSON (B. O.). 1968*b*. — Quantitative and experimental studies on the interstitial fauna in four swedish sandy beaches. *Ophelia*, 5 : 1-71.

JOHNSON (R. G.). 1967. — Salinity of interstitial water in a sandy beach. *Limnol. Oceanogr.*, 12 (1) : 1-7.

JOHNSON (M. W.) & OLSON (J. B.). 1948. — The life history and biology of a marine harpacticoid copepod : *Tisbe furcata* (Baird). *Biol. Bull. Woods Hole*, 95 (3) : 320-332.

KIEFER (F.). 1960. — Psammobionte Ruderfusskrebse (Crust. Cop.) aus dem Gebiet der Unterweser und von der Insel Helgoland. *Zool. Anz.*, 165 : 30-37.

KINNE (O.). 1971. — Salinity : Animals — Invertebrates. *in* : O. KINNE (Ed.), *Marine Ecology*, Vol. I, Environmental Factors, Part 2. Wiley, London : 821-995.

KLIE (W.). 1950. — Harpacticoida (Cop.) aus dem Bereich von Helgoland und der Kieler Bucht. II. *Kiel. Meeresforsch.*, 7 : 76-128.

KRISHNASWAMY (S.). 1951. — Three new species of sand-dwelling copepods from Madras coast. *Ann. Mag. nat. Hist.*, ser. 12, 4 : 273-280.

KRISHNASWAMY (S.). 1954. — A new species of harpacticoid copepod from Madras. *Zool. Anz.*, 152 : 88-92.

KRISHNASWAMY (S.). 1957. — Studies on the Copepoda of Madras. *Thèse Univ. of Madras* : 1-168.

KÜHL (H.) & MANN (H.). 1966. — Änderungen im Chemismus des Interstitialwassers am Strand von Cuxhaven während einer Tide. *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, 13 : 238-245.

KUNZ (H.). 1971. — Verzeichnis der marinen und Brackwasser bewohnenden Harpacticoiden (Crustacea Copepoda) der deutschen Meeresküste. *Kiel. Meeresforsch.*, 27 (1) : 73-93.

LANG (K.,). 1948. — Monographie der Harpacticiden, I et II. Hakan Ohlsson, Lund : 1-1682.

LANG (K.). 1965. — Copepoda Harpacticoidea from the Californian coast. *K. svenska vetensk. Akad. Handl.*, 10 (2) : 1-566.

LASKER (R.), WELLS (J. B. J.) & MCINTYRE (A. D.). 1970. — Growth, reproduction, respiration and carbon utilization of the sand-dwelling harpacticoid copepod, *Asellopsis intermedia*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 50 : 147-160.

LORENZEN (S.). 1969. — Harpacticoiden aus dem lenitischen Watt und den Salzwiesen der Nordseeküste. *Kiel. Meeresforsch.*, 25 (1) : 215-223.

LORIN (J.). 1968. — Contribution à l'étude des transits sédimentaires dans la partie orientale du pertuis breton et la baie de l'Aiguillon. *Bull. Inst. Géol. Bass. Aquitaine*, 5 : 11-139.

MCINTYRE (A. D.). 1969. — Ecology of marine meiobenthos. *Biol. Rev.*, 44 : 245-290.

MCINTYRE (A. D.) & MURISON (D. J.). 1973. — The meiofauna of a Flatfish nursery ground. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 53 (1) : 93-118.

MARCUS (A.). 1960. — Harpacticoiden im Plankton der Rümänischen Küsten des Schwarzen Meeres vorgefunden. *Trav. Mus. Hist. nat. « Gr. Antipa »*, 2 : 165-176.

MARCUS (A.). 1971. — Copépodes du mésopsammon de la zone médiolittorale de la Mer Noire (littoral roumain). La description d'une nouvelle sous-espèce *Klieonychocamptus kliei ponticus* n. ssp. *Ibid.*, 11 : 71-82.

MARCUS (A.). 1973. — L'écologie des Copépodes du substrat rocheux. *Ibid.*, 13 : 89-100.

MARE (M. F.). 1942. — A study of the marine benthic community with special reference to the micro-organisms. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 25 : 517-554.

MASSE (H.). 1971. — Contribution à l'étude quantitative dynamique de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux des côtes de Provence. *Thèse Univ. Aix-Marseille* : 1-310.

MONCHENKO (V. I.). 1967. — Observations récentes sur les Harpacticoïdes de la Mer Noire (en Ukrainien). *Dok. Akad. Nauk. ukrajin. R.S.R.*, B 29 (5) : 461-465.

MONCHENKO (V. I.). 1969. — On studying of *Euglonoidida protozoa*, parasites of Copepoda in the soviet Union (en Ukrainien). *J. Akad. Sc. ukr.*, 1 : 756-759.

Source : MNHN, Paris

Muus (B. J.). 1967. — The fauna of Danish estuaries and lagoons : distribution and ecology of dominating species in the shallow reaches of the mesohaline zone. *Meddr. fra Danm. Fisk.-og Havunders., N. S.*, 5 (1) : 3-316.

Noodt (W.). 1952. — Marine Harpacticiden (Cop.) aus dem eulitoralen Sandstrand der Insel Sylt. *Abh. math.-naturw. Kl. Akad. Wiss. Mainz*, 3 : 103-142.

Noodt (W.). 1955*a*. — Harpacticides psammiques de la côte sud-ouest de la France. *Vie et Milieu*, 6 (1) : 151-153.

Noodt (W.), 1955*b*. — Harpacticiden (Crust. Cop.) aus dem Sandstrand der französischen Biscaya-Küste. *Kiel. Meeresforsch.*, 11 (1) : 86-109.

Noodt (W.). 1956. — Verzeichnis der im Eulitoral der schleswigholsteinischen Küsten angetroffenen Copepoden Harpacticoiden. *Schr. Naturwiss. Ver., Schleswig-Holstein*, 28 : 42-64.

Noodt (W.). 1957. — Zur Ökologie der Harpaticoidea (Crust. Cop.) des Eulitorals der deutschen Meeresküste und der angrenzenden Brackgewässer. *Z. Morph. u. Ökol. Tiere*, 46 : 149-242.

Noodt (W.). 1958. — Die Copepoda Harpacticoidea des Brandungsstrandes von Teneriffa (Kanarische Inseln). *Abh. math.-naturw. Kl. Akad. Wiss. Mainz*, 2 : 51-116.

Noodt (W.). 1969. — Substratspezifität bei Brackwasser-Copepoden. *Limnologica*, 7 (1) : 139-145.

Noodt (W.). 1970. — Zur Ökologie der Copepoda Harpacticoidea des Küstengebietes von Tvärminne (Finnland). *Acta Zool. Fennica*, 128 : 1-35.

O'Riordan (C. E.). 1971. — Meiobenthic Harpacticoida on the east coast of Ireland. *Proc. R. Irish Acad., (B)*, 71 : 191-209.

Pennak (R. W.). 1951. — Comparative ecology of the interstitial fauna of fresh-water and marine beaches. *Ann. Biol.*, 27 (6) : 449-480.

Pèrès (J.-M.). 1961. — Océanographie biologique et Biologie Marine. I. La vie benthique. Presses Univ. France Édit.

Pèrès (J.-M.). 1967. — Les biocénoses benthiques dans le système phytal. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 42 (58) : 3-113.

Pèrès (J.-M.) & Picard (J.). 1964. — Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 31 (47) : 5-137.

Petkovski (T. K.). 1954. — Harpacticiden des Grundwassers unserer Meeresküste. *Acta Mus. maced. Sci. nat.*, 2 (5) : 93-123.

Petkovski (T. K.), 1955. — Weitere Beiträge zur Kenntnis der Grundwasser-Copepoden der Adriatischen Küste. *Ibid.*, 3 (8-30) : 209-225.

Petkovski (T. K.). 1957. — VI Beitrag zur Kenntnis der Grundwasser-Copepoden unserer Meeresküste. *Izd. Inst. Piscicult. R.P. Macédoine*, 2 (1) : 1-16.

Picard (J.). 1965. — Recherches qualitatives sur les biocénoses marines des substrats meubles dragables de la région de marseillaise. *Thèse Fac. Sci. Univ. Aix-Marseille* : 1-160.

Pollock (L. W.). 1971. — Ecology of intertidal meiobenthos. *Smiths. Contr. Zool.*, n° 76 : 141-148.

Pollock (L. W.) & Hummon (W. D.). 1971. — Cyclic changes in interstitial water content, atmospheric exposure and temperature in a marine beach. *Limnol. Oceanogr.*, 16 (3) : 522-535.

Por (F. dov.). 1959. — Harpacticoide noi (Copepoda, Crustacea) din mîlurile Mării Negre. *Acad. R.P. Romine*, 11 : 347-368.

Por (F. dov). 1960. — Littorale Harpacticoiden der Nordwest-Küsten des Schwarzen Meeres. *Trav. Mus. Hist. nat. « Gr. Antipa »*, 2 : 97-143.

Por (F. dov). 1964*a*. — A study of the Levantine and Pontic Harpacticoida (Copepoda Crustacea). *Zool. Verh. Rijksmus. Nat. Hist. Leiden*, 64 : 1-128.

Por (F. dov). 1964*b*. — Les Harpacticoïdes (Copepoda Crustacea) des fonds meubles du Skagerak. *Cah. Biol. Mar.*, 5 (3) : 233-270.

Por (F. dov). 1965. — Harpacticoida (Copepoda Crustacea) from muddy bottoms near Bergen. *Sarsia*, 21 : 1-16.

Prenant (M.). 1927. — Notes étbologiques sur la faune marine sessile des environs de Roscoff. Spongiaires, Tuniciers, Anthozoaires, Associations de la faune fixée. *Trav. Sta. biol. Roscoff*, 6 : 3-58.

Source : MNHN, Paris

Prenant (M.). 1934. — Contribution à l'étude écologique des sables littoraux. *C. R. Som. Soc. Biogéogr.*, 2 (89) : p. 17.

Purasjoki (K. M.). 1945. — Quantitative Untersuchungen über die Mikrofauna des Meeresbodens in der Umgebung der Zoologischen Station Tvärminne an der Südküste Finnlands. *Soc. Sci. fenn., Comm. biol.*, 9 (1) : 1-24.

Raibaut (A.). 1965. — Sur quelques Cletodidae (Copepoda Harpacticoida) du bassin de Thau. *Crustaceana*, 8 (2) : 113-120.

Raibaut (A.). 1967. — Recherches écologiques sur les Copépodes Harpacticoïdes des étangs côtiers et des eaux saumâtres temporaires du Languedoc et de Camargue. *Thèse Fac. Sci. Univ. Montpellier* : 1-238.

Redeke (H. C.). 1933. — Ueber den jetzigen Stand unserer Kenntnisse der Flora und Fauna des Brackwasser. *Verh. int. Ver. Limnol.*, 6 (1) : 46-61.

Remane (A.). 1952. — Die Besiedelung des Sandens in Meere und die Bedeutung der Lenensformtypen für die Ökologie. *Verh. dtsch. Zool. Ges. 1951-1952* : 327-357.

Remane (A.) & Schulz (E.). 1934. — Das Küstengrundwasser als Lebensraum. *Schr. naturw. Ver. Schleswig-Holstein*, 20 : 399-408.

Renaud-Debyser (J.). 1963. — Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables (Bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas). *Vie et Milieu*, Suppl. n° 15 : 1-157.

Renaud-Debyser (J.) & Salvat (B.). 1963*a*. — Le calcul des biovolumes dans l'étude des chaînes alimentaires de la faune endogée des sédiments meubles intertidaux. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 256 : 2712-2714.

Renaud-Debyser (J.) et Salvat (B.). 1963*b*. — Éléments de prospérité des biotopes des sédiments meubles intertidaux et écologie de leurs populations en microfaune et macrofaune. *Vie et Milieu*, 14 (3) : 463-550.

Renaud-Mornant (J.), Salvat (B.) & Bossy (C.). 1971. — Macrobenthos and meiobenthos from the closed lagoon of a polynesian atoll Maturei Vavao (Tuamotu). *Biotropica*, 3 (1) : 36-55.

Renaud-Mornant (J.). 1966. — Problèmes d'échantillonnage de la microfaune des sédiments meubles marins. Méthodes et Résultats. *La Terre et la Vie*, 2 : 177-210.

Riedl (R. J. M.). 1971. — How much seawater passes through sandy beaches ? *Int. Rev. des. Hydrobiol.*, 56 (6) : 923-946.

Rouch (R.). 1962. — Harpacticoïdes (Crustacés Copépodes) d'Amérique du Sud. *Biol. Amérique Australe*, C.N.R.S. Édit., I : 237-280.

Salvat (B.). 1964. — Les conditions hydrodynamiques interstitielles des sédiments meubles intertidaux et la répartition verticale de la faune endogée. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 259 : 1576-1579.

Salvat (B.). 1967. — La macrofaune carcinologique endogée des sédiments meubles intertidaux (Tanaïdacés, Isopodes, Amphipodes). Éthologie, Bionomie et cycle bionomique. *Thèse Fac. Sci. Univ. Paris.*

Salvat (B.) & Renaud-Mornant (J.). 1969. — Étude écologique du Macrobenthos et du Méiobenthos d'un fond sableux du lagon de Mururoa (Tuamotu — Polynésie). *Cah. Pacifique*, 13 : 159-179.

Sanders (H. L.). 1960. — Benthic studies in Buzzards Bay. III. The structure of the soft bottom community. *Limnol. Oceanogr.*, 5 : 138-153.

Sanders (H. L.). 1968. — Marine benthic diversity : a comparative study. *Am. Nat.*, 102 (925) : 243-282.

Scheibel (W.). 1973. — Quantitativ-ökologische Untersuchungen am uferfernen Mesopsammon in der Kieler Bucht. *Kiel. Meeresforsch.*, 29 (1) : 58-68.

Schmidt (P.). 1972. — Zonierung und jahreszeitliche Fluektuationen des Mesopsammons im Sandstrand von Schilksee (Kieler Bucht). *Akad. Wiss. Lit. Mainz, Mikrof. Meeresb.*, 10 : 1-60.

Serban (M.). 1963. — La récolte du matériel biologique des nappes phréatiques. *Act. Mus. Macéd. Sci. nat.*, 9 (1) : 1-12.

Smith (R. I.). 1956. — The ecology of the Tamar estuary. VII — Observations on the interstitial salinity of intertidal muds in the estuarine habitat of *Nereis diversicolor*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 35 : 81-104.

Sournia (A.) & Frontier (S.). 1968. — Terminologie des phénomènes liés au temps en écologie. *Bull. Mus. Nat. Hist. nat.*, 39 (5) : 1001-1002.

Soyer (J.). 1964. — Copépodes Harpacticoïdes de l'étage bathyal de la région de Banyuls-sur-Mer. V. Cletodidae T. Scott. *Vie et Milieu*, 15 (3) : 573-643.

Soyer (J.). 1971. — Bionomie benthique du plateau continental de la côte Catalane française. III. Les peuplements de Copépodes Harpacticoïdes (Crustacea). *Vie et Milieu*, 21 (2-B), 1970 : 337-511.

Source : MNHN, Paris

Soyer (J.). 1972. — Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. V. Densités et biomasses du méiobenthos. *Vie et Milieu*, 22 (2-B), 1971 : 351-424.

Steele (J. H.), Munro (A. L. S.) & Giese (G. S.). 1970. — Environmental factors controlling the epipsammic flora on beach and subliittoral sands. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 50 (4) : 907-918.

Swedmark (B.). 1964. — The interstitial fauna of marine sand. *Biol. Rev.*, 39 : 1-42.

Takeda (N.). 1950. — Experimental studies on the effect of external agencies on the sexuality of a marine copepod. *Physiol. Zool. Chicago*, 23 : 288-301.

Thorson (G.). 1957. — Bottom communities (Subliittoral or shallow shelf). *Mem. geol. Soc. Am.*, 67 : 461-534.

Tietjen (J. H.). 1966. — The ecology of estuarine meiofauna, with particular reference to the Class Nematoda. *Ph. D. Thèse Univ. Rhode Island* : 1-238.

Tietjen (J. H.). 1969. — The ecology of shallow-water meiofauna in two New England estuaries. *Oecologia*, 2 : 252-291.

Uhlig (G.), Thiel (H.) & Gray (J. S.). 1973. — The quantitative separation of meiofauna. A comparison of methods. *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, 25 (1) : 173-195.

Välikangas (I.). 1933. — Ueber die Biologie der Ostsee als Brackwasser gebiet. *Verh. int. Ver. Limnol.*, 6 (1) : 62-112.

Vitiello (P.). 1968. — Variations de la densité du microbenthos sur une aire restreinte. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 43 (59) : 261-270.

Vitiello (P.). 1972. — Peuplements de Nématodes marins des fonds envasés de Provence occidentale. *Thèse Fac. Sci. Univ. Aix-Marseille* : 1-190.

Wells (J. B. J.). 1963. — Copepoda from the littoral region of the estuary of the River Exe (Devon, England). *Crustaceana*, 5 (1) : 10-26.

Wells (J. B. J.). 1965. — Copepoda (Crustacea) from the meiobenthos of some Scottish marine sub-littoral muds. *Proc. roy. Soc. Edinb.*, sect. B, 69 (1-1) : 1-33.

Wells (J. B. J.). 1967. — The littoral Copepoda (Crustacea) of Inhaca Island, Mozambique. *Trans. Roy. Soc. Edinb.*, 67 (7) : 189-358.

Wells (J. B. J.). 1970. — The marine flora and fauna of the Isles of Scilly. Crustacea : Copepoda : Harpacticoida. *J. nat. Hist.*, 4 : 255-268.

Wells (J. B. J.) & Clark (M. E.). 1965. — The interstitial Crustacea of two beaches in Portugal. *Rev. Biol.*, 5 (1-2) : 87-108.

Wieser (W.). 1960. — Benthic studies in Buzzards Bay. II — The meiofauna. *Limnol. Oceanogr.*, 5 : 121-137.

Wigley (R. L.) & McIntyre (A. D.). 1964. — Some quantitative comparisons of offshore meiobenthos and macrobenthos south of Martha's Vineyard. *Limnol. Oceanogr.*, 9 (4) : 485-493.

Williams (A. T.). 1971. — An analysis of some factors involved in the depth of disturbance of beach sand by waves. *Mar. Geol.*, 11 (3) : 145-158.

Williams (C. B.). 1951. — Diversity as a measurable character of an animal or plant population. *Ann. Biol.* 27 (2).

Source : MNHN, Paris

TABLEAUX

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 2.

- Granulométrie à Rivedoux -										
Date	Point	D10	Q1	Q2	Q3	D90	So	Sk	Modes	Vase%
4/66	D	150	180	200	240	300	1,14	1,08	225	.
18 août 1966	E	135	150	170	200	225	1,15	1,03	160	3
	F	140	155	175	210	230	1,16	1,06	180	3
	G	140	150	180	205	230	1,16	0,94	180	2
	H	150	185	225	260	335	1,18	0,95	225	1
	I	150	190	250	400	495	1,44	1,21	225 450	.
18 juillet 1966	J	140	160	195	225	245	1,17	0,94	225	3
	K	140	155	190	225	255	1,20	0,96	225	3
	L	145	180	220	240	280	1,15	0,89	225	2
	M	162	205	240	325	425	1,25	1,11	225	0,5
	N	170	220	295	420	500	1,21	1,06	225 450	.
	O	142	165	195	225	245	1,16	0,97	225	3
	P	145	175	215	245	290	1,18	0,92	225	1,5
	Q	160	200	235	270	315	1,16	0,97	225	0,5
	R	165	215	242	300	400	1,14	1,10	225	.
	S	180	225	300	450	530	1,41	1,12	225 450	.
3 août 1966	T	155	190	225	250	275	1,14	0,93	225	1
	U	155	190	235	280	310	1,21	0,96	225	1
	V	185	230	300	420	480	1,34	1,07	225 450	.
	X	180	225	285	380	475	1,13	1,05	225 450	.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 12.

- Liste dss prélèvsmente inventoriés -

N°	Dats	Station	Lieu ou niveau	Aspsct du sédiment	Heurs Prél.	Heurs B.M.	Cosf	T°C	Mer ds Psrtuis
1	23/10/65	Châtelaillon	zons 1	vase fluide	10h	9h40	94	12°6	C à B
2	10/11/65	"	zone 2	"	10h35	11h16	96	12°1	B à A
3	19/07/66	"	"	"	11h30	11h37	90	18°	"
4	15/03/68	"	"	vass sableuses	10h20	11h22	103	9°5	B*
5	13/05/68	"	"	vase fluide	9h45	11h04	105	13°6	C à B
6	30/07/68	"	"	"	13h55	14h03	78	25°5	"
7	27/09/68	"	"	"	14h15	13h52	73	19°5	B à PA
8	20/11/68	"	"	"	9h45	10h14	100	8°2	C à B*
9	23/01/69	"	"	"	14h	14h30	73	9°5	C à B
10	27/09/68	"	"	pellicule ds vass	14h	13h52	73	20°5	B à PA
11	"	"	"	sable vaseux s/n°10	14h05	"	"	21°	"
12	16/03/68	Yves	Pointe d'Yves	vase fluide	11h50	12h	110	8°5	PA à A
13	14/05/68	"	"	"	11h40	11h52	102	17°2	C à B
14	1/08/68	"	"	"	15h35	15h29	64	23°5	C
15	28/09/68	"	"	"	15h30	14h41	56	19°5	B à PA
16	19/11/68	"	"	"	11h	9h29	93	8°4	C à B
17	24/01/69	"	"	"	16h	15h15	60	11°9	"
18	9/03/66	"	h. dss sourcss	sable moyen	12h30	12h35	114	10°7	B à PA
19	16/03/68	"	"	sable moysn vassux	12h10	12h00	110	8°	PA à A
20	14/05/68	"	"	sabls grossier	11h50	11h52	102	18°8	C à B
21	19/11/68	"	"	sabls vassux	11h15	9h29	93	8°	"
22	14/05/68	Fouras-Nord	vase molls + sabls asssz grossier		11h15	11h52	102	16°5	"
23	1/08/68	"	vase molls + sable coquillsr		14h15	15h29	64	23°6	C
24	28/09/68	"		vase sablsuse	15h	14h41	56	20°3	B à PA
25	19/11/68	"		vess sableuse	10h35	9h29	93	7°4	C à B
26	24/01/69	"	vase molle + sable asssz grossier		15h35	15h15	60	11°7	"
27	"	"	h. des sources	sabls proprs	15h45	"	"	11°3	"
28	9/03/66	Lee Nauteries	zone 1	vase molls	11h00	12h35	114	10°	B à PA
29	"	"	"	vase fluide	11h30	"	"	10°	"
30	16/03/68	"	"	vass gluante	11h	12h00	110	7°8	PA à A
31	14/05/68	"	zons 2	vase	10h10	11h52	102	15°6	C à B
32	"	"	zons 1	vase ravinés	10h30	"	"	15°5	"
33	1/08/68	"	zons 2 (limits nord)	vase molle	14h40	15h29	64	24°	C
34	"	"	zone 1 (limits sud)	"	15h	"	"	24°	"
35	28/09/68	"	zone 2	"	14h20	14h41	56	21°	B à PA
36	"	"	z. 2 (bas de slikke)	"	14h40	"	"	20°	"
37	19/11/68	"	zone 2	"	9h40	9h29	93	7°1	C à B
38	"	"	zone 1	"	10h	"	"	7°4	"
39	24/01/69	"	Fort Vaeoux (z. 3)	"	15h	15h15	60	11°7	"
40	9/03/66	"	zone 1 (médiolit.)	gravier coquiller	11h15	12h35	114	9°2	B à PA
41	16/03/68	"	" "	sable grossisr	11h15	12h00	110	7°	PA à A
42	19/03/69	L'Aiguillon	à 550m du schorre	vase fluide	14h15	11h31	103	15°	"
43	"	"	à 50m du n° 42	"	14h30	"	"	"	"
44	22/10/65	Aytré	mi-marée	sable fin gris	10h	8h53	81	14°4	C à B
45	"	"	Pointe de l'Epée	vass sablsuss	9h30	"	"	14°1	"
46	7/03/66	"	Pointe de Roux	sable coq. grossier	9h50	11h09	106	7°6	B à PA
47	"	"	bas de l'sstran	sable fin proprs	10h05	"	"	9°9	"
48	"	"		sable assez grossier	10h15	"	"	9°3	"
49	"	"	haut de l'estran	sable fin vassux	10h45	"	"	10°2	"
50	15/03/68	"	bas de l'sstran	sable gris	11h25	11h22	103	10°	B*
51	"	"	haut de l'estran	sable vaseux	11h40	"	"	10°	"
52	13/05/68	"	bas de l'estran	sable fin veseux	10h30	11h04	105	16°5	C à B
53	"	"	banc de "vase" (h.s)	vass fluide	10h45	"	"	17°4	"
54	"	"	zone ds résurgence	sable moysn	10h55	"	"	?	"
55	30/07/68	"	mi-marés	sabls gris	12h50	14h03	78	23°5	"
56	"	"	haut de l'sstran	sable vaseux	13h05	"	"	24°6	"
57	26/09/68	"	près parcs à huîtres	"	12h40	13h09	96	24°	B à PA
58	"	"	mi-marée	sable gris	12h55	"	"	24°3	"
59	"	"	haut de l'estran	"	13h10	"	"	23°8	"
60	"	"	zone de réeurgsncs	sable parmi galets	13h20	"	"	22°6	"
61	20/11/68	"	mi-marée	sabls gris	10h45	10h15	100	8°1	C à B*
62	"	"	haut ds l'sstran	sable vassux	10h55	"	"	8°1	"
63	23/01/69	"	mi-marée	"	15h	14h30	73	10°8	C à B
64	"	"	zone ds résurgsncs	sable gris	15h15	"	"	11°1	"
65	oct./68	"	parcs à huîtrss	vass	?	?	?	?	"
66	22/10/65	"	sortie collectsur	vase molls	9h	8h53	81	?	"

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 12 *(suite).*

- Liste dss prélèvsments inventoriés -

N°	Dats	Station	Llsu ou nlvsau	Aspect du sédiment	Heure		Cosf	T°C	Mer ds
					Prél.	B.M.			Pertuis
67	26/10/65	La Couarde	has ds l'sstran	sahle fin propre	10h40	11h41	101	15°6	"
68	"	"	au bord de l'eau	"	11h40	"	"	15°6	"
69	10/03/66	"	bas de l'estran	"	13h15	13h15	107	12°	B à PA
70	"	"	ml-marés	eable moyen à gross.	13h55	"	"	?	"
71	5/04/66	"	has de l'estran	sahle sous 5cm d'eau	?	10h45	107	11°8	"
72	29/03/66	"	mi-marée (trou)	sahle moyen propre	?	15h21	44	12°	PA à A
73	"	"	médiolittoral (trou)	sable moyen à gross.	?	"	"	13°4	"
74	"	"	" "	"	?	"	"	?	"
75	18/08/66	"	ml-marée	sable propre	11h05	12h11	106	?	C à B
76	6/10/67	"	bas de l'sstran	eahle fln	10h30	12h16	113	?	PA à A
77	"	"	"	"	11h30	"	"	?	"
78	26/04/68	"	"	"	10h10	10h13	81	13°5	B à PA
79	"	"	médiolittoral (trou)	sable moysn	10h20	"	"	13°2	"
80	13/06/68	"	bas de l'estran	sabls fln	13h	12h35	88	19°	C à B
81	26/08/68	"	"	eabls grls	11h30	12h22	97	21°2	"
82	22/10/68	"	"	eabls fln	11h	10h44	106	18°5	"
83	"	"	au-dssus du n° 82	sahls propre	11h15	"	"	19°3	"
84	20/12/68	"	bas de l'estran	"	10h35	10h51	93	9°8	B à PA
85	"	"	zone de résurgsnce	sahle moyen	10h45	"	"	9°2	"
86	24/02/69	"	zone de déferlement	sable propre	16h	16h00	34	9°5	PA à A
87	"	"	médlolittoral (trou)	sahle moyen	16h15	"	"	8°1	"
88	30/03/66	Rlvsdoux	ml-marée	sabls propre	?	16h31	40	11°	"
89	4/04/66	"	has ds l'sstran	"	?	9h59	95	11°5	"
90	18/07/66	"	BM, près du ponton	sahls moysn (.trou)	10h45	10h46	83	19°	B à PA
91	"	"	près du ponton	"	10h50	"	"	19°	"
92	26/04/68	"	bas de l'estran	sable propre	11h00	10h13	81	16°2	"
93	"	"	zone de résurgsnce	sable moyen	11b15	"	"	?	"
94	13/06/68	"	bas de l'estran	sabls proprs	12h20	12h35	88	?	C à B
95	23/08/68	"	"	"	9h45	10h34	74	23°4	"
96	23/10/68	"	"	sable gris	9h40	11h25	108	19°1	"
97	20/12/68	"	"	"	11h15	10h51	93	8°5	B à PA
98	"	"	zone de résurgsnce	sable propre	11h25	"	"	8°5	"
99	4/03/69	"	bas ds l'sstran	"	10h45	11h05	91	8°6	C à B
100	"	"	zone ds résurgencs	sabls gris	10h50	"	"	9°2	"
101	"	Sablanceaux sud	bas de l'estran	sahle propre	10h15	"	"	8°7	"
102	"	"	médiolittoral (trou)	sahle moyen à gross.	10h25	"	"	8°5	"
103	"	"	près embarcadère(b.e)	sable propre	11h00	"	"	8°6	"
104	28/09/65	Banc du Bucheron	médiolittoral	sahle assez fin	10h50	12h47	100	16°2	"
105	27/09/65	Martrals	bas ds l'estran	sable fin gris	11h15	12h09	108	15°8	"
106	"	"	"	"	12h10	"	"	16°5	"
107	"	"	zone de résurgence	sable propre	10h05	"	"	15°2	"
108	"	"	à coté du n° 107	"	14h20	"	"	?	"

- Etat de la mer dans les Pertuis : B=bells, C=calme, PA=peu agitée, A=agitée, *=déhut de coup de vent

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 15.

- Coefficients de dominance* des espèces principales -

	S_I	S_{II}	S_{III}	V_I	V_{II}	V_{III}	Nbre dom/6	Nbre pré/6
L. rosea	+		+	1,6	+		1	4
L. wsbsri	+	0,1		0,1			0	3
C. perplexa	2,3	40,4	0,2	1,0	0,5	+	3	6
E. normani				0,2	+		0	2
E. meianicsps	+	0,4				+	0	3
H. propinquum	+	0,9		1,2	+		1	4
H. distinctum				0,9	0,2	+	0	3
H. hsrdmani	3,0	0,3	1,1	0,5	0,1		2	5
H. curticorns					3,9	9,7	2	2
H. cooperatum	+	+		26,8	2,2	0,3	2	5
Ps. minor	0,2	+	0,1		13,3	0,5	1	5
Ps. simiiis	+			1,5	+	+	1	4
Ps. beduina	0,1	0,5	+	0,2	+		0	5
A. incerta	0,6		25,0		+	+	1	4
A. iittoralis	+		0,2				0	2
E. acutifrons	+	0,6		0,1	+	+	0	5
T. discipes	0,4		0,7		0,4	0,1	0	4
M. fallax	1,7		0,1	5,3	57,8	34,5	4	5
M. littorale						0,1	0	1
Th. hyaenae	0,3	55,8	0,3	+	+		1	5
H. gracilis	+	+	0,1		+		0	4
H. flexus	0,3	+	+	0,1		+	0	5
T. furcata	+	0,2					0	2
T. minuta				0,7	+		0	2
St. (St.) aemula				0,2	+	+	0	3
St. (O.) palustris hisp.	0,1		+	0,4	6,7	11,6	2	5
A. subdsbilis			+	+			0	2
A. limicolus					0,1	0,3	0	2
H. junodi				0,7	+	+	0	3
Ps. phyllosetosa	+		1,8				1	2
A. scotti	+		0,1	0,1		+	0	4
N. typica	+		3,1		+	+	1	4
A. arenicoius	+	0,1	1,5				1	3
E. incerta	+	+	1,9				1	3
L. laticaudatus interm.	+	0,1					0	2
P. spinicauda	+	+	2,8		+	+	1	5
C. limicola	+			0,5	+		0	3
C. tenuipss	+			0,2		+	0	3
C. smirnovi	+	-		13,5	0,3	0,1	1	4
E. buchholtzi	+				+	+	0	3
E. propinquum	0,1	+	0,1	39,2	0,7	0,3	1	6
E. curvirostre	+			0,1	+	+	0	4
E. sarei				0,4	+	+	0	3
E. longifurcatum	+			+	0,1	0,1	0	4
E. gariens	+				1,8	4,6	2	3
E. caeni	+			0,7	0,1	+	0	4
N. paiustris	+		0,1	+	3,4	23,8	2	5
H. major	+			1,2	+	+	1	4
T. bocqueti	0,6	+	26,8	+	+	+	1	6
P. nanus	0,1		3,6		1,5	1,9	3	4
A. intsrmedia	89,5	0,2	27,0	1,7	1,5	0,1	4	6
Pl. iittoralis	0,1		+		3,7	6,7	2	4
L. acantha	+	+	2,7				1	3

*Ii s'agit ici ds la dominance générale moyenne (Ogm)

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 16.

- Répartition des espèces dominantes -				
D.g.m.	≥ 1 %	≥ 3 %	≥ 10 %	≥50 %
C. perplexa	S_I-S_{II}-V_I	S_{II}	S_{II}	
H. propinquum	S_{II}-V_I			
H. herdmani	S_I-S_{III}	S_I		
H. cooperatum	V_I-V_{II}	V_I	V_I	
Ps. minor	V_{II}	V_{II}	V_{II}	
Ps. similis	V_I			
A. incerta	S_{III}	S_{III}	S_{III}	
M. fallax	S_I-V_I-V_{II}-V_{III}	V_I-V_{II}-V_{III}	V_{II}-V_{III}	V_{II}
Th. hyaenae	S_{II}	S_{II}	S_{II}	S_{II}
St. (D.) palustris bisp.	V_{II}-V_{III}	V_{II}-V_{III}	V_{III}	
Ps. phyllosetosa	S_{III}			
N. typica	S_{III}	S_{III}		
A. arenicolus	S_{III}			
E. incerta	S_{III}			
P. spinicauda	S_{III}			
C. smirnovi	V_I	V_I	V_I	
E. propinquum	V_I	V_I	V_I	
E. gariene	V_{II}-V_{III}	V_{III}		
N. palustris	V_{II}-V_{III}	V_{II}-V_{III}	V_{III}	
H. major	V_I			
T. bocqueti	S_{III}	S_{III}	S_{III}	
P. nanus	V_{II}-V_{III}			
A. intermedia	S_I-S_{III}-V_I-V_{II}	S_I-S_{III}	S_I-S_{III}	S_I
Pl. littoralis	V_{II}-V_{III}	V_{II}-V_{III}		
TOTAL	24	16	12	3
Signalisations	40	22	14	3

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 18.

- Coefficients de présence des espèces principales -

	S_I	S_{II}	S_{III}	V_I	V_{II}	V_{III}
L. rossa	12,7		22,2	46,0	19,0	
L. weberi	12,5	20,3		67,2		
C. perplexe	20,3	23,9	13,6	20,6	14,1	7,4
E. normani				90,5	9,5	
E. melaniceps	21,0	36,8				42,1
H. propinquum	7,1	27,8		50,9	14,2	
H. distinctum				75,8	18,2	6,1
H. hardmani	27,6	20,4	14,6	29,2	8,2	
H. curticorne					29,1	70,9
H. cooperatum	5,5	3,2		45,9	24,3	21,1
Ps. minor	15,9	2,4	19,6		30,3	31,7
Ps. similis	4,8			51,5	21,0	22,7
Ps. beduina	8,9	31,5	8,3	33,9	17,3	
A. inserta	25,8		61,3		3,7	9,2
A. littoralis	12,1		87,9			
E. acutifrons	10,5	52,6		18,4	7,9	10,5
T. discipes	21,2		19,8		27,2	31,8
M. fallax	11,8		11,0	25,7	25,7	25,7
M. littorals						100
Th. hyaenae	25,6	41,2	13,7	13,7	5,7	
H. gracilis	26,3	12,3	50,9		10,5	
H. flexus	25,7	12,4	13,3	40,9		7,6
T. furcata	53,3	46,7				
T. minuta					12,2	
St. (St.) aemula				64,5	21,8	13,6
St. (D.) palustris bisp.	8,6		4,5	22,8	32,0	32,0
A. subdubilis			67,4	32,6		
A. limicolus					43,6	56,4
H. junodi				54,1	22,0	23,9
Ps. phyllosetosa	12,1		87,9			
A. scotti	13,6		39,1	26,4		20,9
N. typica	13,1		22,9		39,3	24,6
A. arenicolus	22,9	37,1	40,0			
E. inserta	12,1	+	87,9			
L. leticaudatus intermed.	36,4	63,6				
P. spinicauda	3,2	5,6	46,0		14,5	30,6
C. limicola	7,6			81,1	11,3	
C. tenuipes	7,3			78,2		14,5
C. smirnovi	14,0			45,2	26,7	14,0
E. buchholtzi	6,4				19,3	74,2
E. propinquum	15,1	3,2	13,9	24,3	22,9	20,7
E. curvirostre	8,5			61,7	12,8	17,0
E. sarsi				76,1	10,6	13,3
E. longifurcatum	7,3			8,5	32,3	51,8
E. gariene	8,9				44,1	46,9
E. casni	2,9			61,4	25,0	10,7
N. palustris	5,6		6,5	6,5	35,2	46,3
H. major	6,3			68,2	19,0	6,3
T. bocqueti	26,9	3,5	49,7	7,0	8,9	4,0
P. nanus	11,8		16,7		38,4	43,7
A. intermedia	20,4	6,7	20,4	17,5	19,2	15,7
Pl. littoralis	8,8		6,5		38,1	46,5
L. acantha	12,9	41,9	45,2	87,7		

Source : MNHN, Paris

- Coefficiente de préeence-dominance* dee eepèces principalee -

	S_I	S_{II}	S_{III}	V_I	V_{II}	V_{III}
L. roeea	0,1		1,1	299,2	2,3	
L. weberi	9,7	35,5		8,7		
C. perplexa	54,5	966,4	5,7	22,0	12,8	0,7
E. normani				28,0	2,0	
E. melaniceps	83,1	419,6				1,3
H. propinquum	1,5	64,2		66,7	1,3	
H. dietinctum				71,2	17,4	0,2
H. herdmani	150,7	11,4	31,4	16,4	1,7	
H. curticorne					273,3	690,8
H. cooperetum	1,0	0,1		1231,6	80,9	10,5
Pe. minor	7,8	0,9	5,5		460,9	20,0
Ps. minor	0,3			82,4	1,5	1,4
Pe. beduina	12,6	26,5	0,4	8,5	1,5	
A. incerta	48,2		1533,7		0,1	0,2
A. littoralie	2,3		82,6			
E. acutifrone	8,9	95,8		9,2	0,5	0,6
T. diecipes	12,3		34,3		14,9	3,8
M. fallax	30,6		16,1	137,0	1485,3	887,8
M. littorale						65,0
Th. hyaenae	24,8	2437,5	10,7	2,7	0,7	
H. gracilis	5,0	0,9	11,2		0,3	
H. flexus	57,6	9,4	1,3	3,7		0,1
T. furcata	10,7	262,3				
T. minuta				100,0	1,1	
St. (St.) aemula				12,9	1,7	0,3
St. (D.) paluetris bisp.	1,9		0,4	11,1	216,3	372,1
A. subdebilie			4,0	3,3		
A. limicolus					7,0	20,9
H. junodi				41,1	1,5	2,1
Pe. phyllosetosa	8,2		624,0			
A. ecotti	1,9		11,3	8,7		1,9
N. typica	1,3		414,5		2,4	2,5
A. erenicolus	1,8	297,9	360,4			
E. incerta	4,5	+	627,5			
L. leticaudatus interm.	6,9	1188,2				
P. epinicauda	2,9	30,1	209,6		0,6	1,2
C. limicole	0,6			56,0	2,0	
C. tenuipee	0,6			26,6		0,3
C. smirnovi	1,4			612,7	15,7	3,6
E. buchholtzi	0,1				1,0	3,0
E. propinquum	1,4	0,3	1,8	954,5	15,3	6,4
E. curviroetre	0,1			18,5	0,6	0,8
E. sarsi				34,2	0,6	0,3
E. longifurcatum	0,5			1,5	4,2	5,2
E. gariene	0,4				81,2	218,3
E. caeni	0,2			44,8	6,5	1,4
N. palustris	0,2		3,0	1,2	164,3	1104,2
H. major	0,8			92,1	2,9	0,6
T. bocqueti	23,9	4,6	1335,8	1,3	2,1	0,3
P. nanus	2,7		229,1		64,2	84,7
A. intermedia	1825,9	6,8	551,1	32,8	32,8	3,6
Pl. littoralis	1,6		1,3		152,2	312,5
L. acanthe	8,0	23,9	525,7			

*Il e'agit ici de la dominance partielle moyenne (Dpm.) .

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 20.

- Coefficients de fidélité des espèces principales -

	S_I		S_{II}		S_{III}		V_I		V_{II}		V_{III}	
L. rosea	0				0		99	élec	1			
L. weberi	18		66	préf			16					
C. perplexa	5		91	élec	0,5		2		1		0	
E. normani							93	élec	7			
E. melaniceps	16,5		83	élec							0	
H. propinquum	1		48				50	préf	1			
H. distinctum							80	élec	16			
H. herdmani	71	préf	6		15		8		1			
H. curticorne									28		72	préf
H. cooperatum	0		0				93	élec	6		1	
Ps. minor	2		0		1				93	élec	4	
Ps. similis	0						96	élec	2		2	
Ps. beduina	25		53	préf	1		17		3			
A. incerta	3				97	élec			0		0	
A. littoralis	3				97	élec						
E. acutifrons	8		83	élec			8		0,5		0,5	
T. discipes	19				52	préf			23		6	
M. fallax	1				1		5		58	préf	35	
M. littorale											100	cara
Th. hyaenae	1		98	élec	0		0		0			
H. gracilis	29		5		64	préf			2			
H. flexus	80	élec	13		2		5				0	
T. furcata	4		96	élec								
T. minuta							99	élec	1			
St. (St.) aemula							86	élec	12		2	
St. (D.) palustris bisp.	0,3				0		2		36		62	préf
A. subdeblilis					55	préf	49					
A. limicolus									25		75	préf
H. junodi							92	élec	3		5	
Ps. phyllosetosa	1				99	élec						
A. scotti	8				48	acc	36				8	
N. typica	0				98	élec			1		1	
A. arenicolus	0		45		55	préf						
E. incerta	1		0		99	élec						
L. laticaudatus interm.	1		99	élec								
P. spinicauda	1		12		86	élec			0		0,5	
C. limicola	1						96	élec	3			
C. tenuipes	2						97	élec			1	
C. smirnovi	0						97	élec	2		1	
E. buchholtzi	3								24		73	préf
E. propinquum	0		0		0		97	élec	2		1	
E. curvirostre	0						92	élec	3		4	
E. sarsi							97	élec	2		1	
E. longifurcatum	4						13		37		45	acc
E. garlene	0								27		73	préf
E. caeni	0						85	élec	12		3	
N. palustris	0				0		0		13		87	élec
H. major	1						96		3		0	
T. bocqueti	2		0		98	élec	0		0		0	
P. nanus	1				60	préf			17		22	
A. intermedia	74	préf	0		22		1		1		0	
Pl. littoralis	0				0				33		67	préf
L. acantha	1		4		94	élec						

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 21.

- Coefficients de corrélation qualitative -			
	Nbre de formes ≠	Nbre spp. communes	Pourcentage
Sables I et Sables II	74	22	29,7
Sables I et Sables III	69	30	43,5
Sables II et Sables III	56	15	26,8
Sables I et Vases I	77	28	36,4
Sables I et Vases II	79	34	43,0
Sables I et Vases III	76	31	40,8
Vases I et Sables II	64	13	20,3
Vases I et Sables III	65	15	23,1
Vases II et Vases I	64	30	46,9
Vases II et Vases III	61	35	57,4
Vases II et Sables II	69	16	23,2
Vases III et Sables II	67	12	17,9
Vases II et Sables III	66	22	33,3
Vases III et Sables III	65	17	26,1
Vases III et Vases I	64	24	37,5
Vases I, II et III	70	20	28,6
Sables I, II et III	80,	14	17,5

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 23.

- Faciès des vases sableuses -												
Espèces dominantes	Dgm.	Dgm. cumul.	F %		I.b	Cst	Fr /10	Dpm.	P	PxDpm.	Fid.	
E. propinquum	39,2	39,2	100	C	67	1	7	39,23	24,33	954,47	97	élec.
H. cooperatum	26,8	66,0	100	C	57	2	7	26,85	45,87	1231,61	93	élec.
C. smirnovi	13,5	79,5	100	C	57	2	7	13,54	45,25	612,68	97	élec.
M. fallax	5,3	84,8	100	C	40	4	7	5,33	25,71	137,03	5	acc.
A. intermedia	1,7	86,5	86	C	23	6	5	1,87	17,55	32,82	1	acc.
L. rosea	1,6	88,1	29	F	8	15	1	6,50	46,03	299,19	99	élec.
Ps. similis	1,5	89,6	86	C	27	5	6	1,60	51,50	82,40	96	élec.
H. major	1,2	90,8	86	C	20	7	6	1,35	68,25	92,14	96	élec.
H. propinquum	1,2	92,0	86	C	12	9	3	1,31	50,89	66,67	50	préf.
C. perplexa	1,0	93,0	86	C	11	11	2	1,07	20,57	22,01	2	acc.
Espèces non-dominantes												
L. weberi	0,1		43	F	0	-	0	0,13	67,19	8,73	16	acc.
E. normani	0,2		57	FF	0	-	0	0,31	90,48	28,05	93	élec.
H. distinctum	0,9		100	C	18	8	5	0,94	75,77	71,22	80	élec.
H. herdmani	0,5		86	C	8	15	2	0,56	29,25	16,38	8	acc.
Ps. beduina	0,2		57	FF	0	-	0	0,25	33,93	8,48	17	acc.
E. acutifrons	0,1		14	R	0	-	0	0,50	18,42	9,21	8	acc.
H. flexus	0,1		43	F	0	-	0	0,09	40,95	3,68	5	acc.
T. minuta	0,7		43	F	6	18	1	1,14	87,75	100,03	99	élec.
St. (St.) aemula	0,2		71	FF	2	19	1	0,20	64,54	12,91	86	élec.
St. (D.) palustris bisp.	0,4		71	FF	9	13	2	0,49	22,76	11,15	2	acc.
H. junodi	0,7		86	C	7	16	3	0,76	54,09	41,11	92	élec.
A. scotti	0,1		29	F	0	-	0	0,33	26,36	8,70	36	acc.
C. limicola	0,5		86	C	10	12	4	0,69	81,13	55,98	96	élec.
C. tenuipes	0,2		43	F	2	19	1	0,34	78,18	26,58	97	élec.
E. curvirostre	0,1		29	F	0	-	0	0,30	61,70	18,51	92	élec.
E. sarsi	0,4		86	C	9	13	3	0,45	76,11	34,25	97	élec.
E. caeni	0,7		86	C	12	9	2	0,73	61,43	44,84	85	élec.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 25.

- Abondance des Harpacticoïdes des vases sableuses -								
Date	11/65	7/66	5/68	7/68	9/68	11/68	1/69	
Station	Ch	Ch	Ch	Ch	Ch	Ch	Ch	
N° du prélèvement	2	3	5	6	7	8	9	TOTAL
L. rosea			2	96				98
L. weberi				2	3	1		6
C. perplexa		2	29	10	7	7	7	62
E. normani	3	1			1	11		16
E. dentatum						1		1
H. propinquum		2	1	4	17	50	2	76
H. distinctum	6	7	7	2	16	13	12	63
H. hsrdmani	3		5	19	3	3	2	35
H. cooperetum	135	11	42	29	380	1164	13	1774
Halectinosoma sp. 1						1		1
Ps. similis	6	9		15	25	39	2	96
Ps. bsduina			3	2	7	1		13
E. scutifrons				5				5
M. fallax	36	3	204	13	60	27	15	358
M. psrkinsi						2		2
Th. hyaenae			1	2				3
H. fisxus				1	1	2		4
T. minuta					1	43	1	45
P. clausi			1					1
St. (St.) aemula		4	4	1	1	1		11
St. (D.) palustris bisp.	15		14		1	3	1	34
St. (D.) giesbrechti						1		1
T. confusus						1		1
A. subdsbilis				1				1
H. junodi		3	1	5	21	13	1	44
A. scotti				7	2			9
S. parva							1	1
M. pygmasa							1	1
C. limicole	6	5	8	10		5	2	36
C. tenuipes				12	1	3		16
C. smirnovi	63	16	28	368	241	157	18	891
E. propinquum	1134	277	114	341	837	378	138	3219
E. curvirostre				1	7			8
E. sarsi	9	5	2	11	1	5		33
E. longifurcetum					3			3
E. caeni	3	9	18	4	4	8		46
N. palustris			1					1
H. major		6	10	11	31	15	5	78
T. bocqueti			1					1
St. longicaudatus			1					1
L. longicaudata	3			1				4
P. curticaudatus			1					1
A. intermedia	18		13	13	15	6	57	122
indéterminés	9		1	9	3			22
TOTAL	1449	360	512	995	1689	1961	278	7244

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 28.

- Faciès des vases de mode calme -												
Espèces dominantes	Dgm.	Dgm. cumul.	F %		I.b	Cst	Fr /10	Dpm.	P	PxDpm.	Fid	
M. fallax	57,8	57,8	100	C	168	1	17	57,77	25,71	1485,27	58	préf.
Ps. minor	13,3	71,1	88	C	81	3	13	15,19	30,34	460,86	93	élec.
St. (D.) palustris bisp.	6,7	77,8	100	C	117	2	17	6,75	32,05	216,34	36	acc.
H. curticorne	3,9	81,7	41	F	45	9	7	9,40	29,08	273,35	28	acc.
Pl. littoralis	3,7	85,4	82	C	65	6	13	3,99	38,14	152,18	33	acc.
N. palustris	3,4	88,8	76	C	59	7	8	4,67	35,18	164,29	13	acc.
H. cooperatum	2,2	91,0	53	FF	21	13	5	3,33	24,31	80,95	6	acc.
E. gariene	1,8	92,8	94	C	73	4	15	1,84	44,13	81,20	27	acc.
A. intermedia	1,5	94,3	94	C	52	8	10	1,71	19,18	32,80	1	acc.
P. nanus	1,5	95,8	88	C	67	5	14	1,67	38,43	64,18	17	acc.
Espèces non-dominantes												
C. perplexa	0,5		59	FF	26	12	4	0,91	14,11	12,84	1	acc.
H. distinctum	0,2		24	R	7	18	1	0,96	18,18	17,45	16	acc.
H. herdmani	0,1		24	R	5	19	2	0,21	8,16	1,71	1	acc.
Ps. similis	+		35	F	2	21	1	0,07	20,96	1,47	2	acc.
Ps. beduina	+		29	F	3	20	1	0,09	17,26	1,55	3	acc.
T. discipes	0,4		59	FF	21	13	5	0,55	27,19	14,95	23	acc.
A. limicolus	0,1		71	FF	14	15	3	0,16	43,56	6,97	25	acc.
H. junodi	+		35	F	0	-	0	0,07	22,01	1,54	3	acc.
C. smirnovi	0,3		59	FF	29	11	8	0,59	26,70	15,75	2	acc.
E. propinquum	0,7		94	C	39	10	9	0,67	22,87	15,32	2	acc.
E. longifurcatum	0,1		53	FF	1	24	1	0,13	32,32	4,20	37	acc.
E. caeni	0,1		35	F	8	17	3	0,26	25,00	6,50	12	acc.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 30.

- Abondance des Harpacticoïdes dans les vases de mode calme -

Date	5/68	3/68	8/68	9/68	11/68	1/69	9/68	11/68	5/68	8/68	28/09/68		11/68	19/03/69		22/10/65		
Station	Ch	Y	Y	Y	Y	Y	F	F	LN	LN	LN	LN	LN	Ai	Ai	Ay	Ay	TOTAL
N° du prélèvement	5	12	14	15	16	17	24	25	32	33	35	36	38	42	43	45	66	
L. rosea	2			1														3
C. perplexa	29		12	3			1				4		1	2	2	140	525	719
E. normani				4														4
E. propinquum	1				1	1		8										11
E. distinctum	7			67			2					1						77
E. hsrdmani	5	1			21			2										29
E. coopsratum	42				858		4	42			2	1	11	4	10			974
E. curticorne		--							13	37	332	167	41	622	508			1720
Ps. minor		2248	44	117	1914	346	9	99	18	2	24	5	74		1	630	3139	8670
Ps. similis					3		1	2		3		2				10		21
Ps. beduina	3	4	1		2	2												12
L. incerta		1																1
E. acutifrons													1					1
T. discipes		8	2	19			118	1	1		2		1	12	4			168
M. fallax	204	1252	2329	1463	2353	544	2802	2656	455	676	1326	1456	631	3277	2738	7890	1946	33998
Th. hyaenae	1		3															4
M. gracilis		1																1
T. minuta								4										4
P. clausi	1																	1
St. (St.) aemula	4				6									1	1			12
St. (D.) palustris bisp.	14	45	77	163	98	47	63	310	221	19	294	299	120	662	505	80	4	3021
A. limicolus		1		1		10			2	4	5	2	10	2	2	40	3	82
H. junodi	1			1	3			1			2		3					11
H. typica					4	1		1			2							8
S. longiremis								1										1
H. hsldti							1											1
H. pontica							3											3
Z. richardi					1	2												3
P. spinicauda													1	1	2			4
C. limicola	8							1										9
C. smirnovi	28			5	33	8	8	15			17	6	3				87	210
E. buchholtzi											1		1					2
E. propinquum	114	9	2	2	48	5	4	3	2	2	6	10	2	28	51		3	291
E. curvirostrs			1												2			3
E. sarsi	2														1			3
E. longifurcatum			2				7	5	1		7	5	3	2	3			35
E. garisne		6	7	6	3	7	72	94	10	58	190	91	100	102	36	110	3	895
E. caeni	18			5	2	3		9					3					40
M. palustris	1		1	3		12	1	12	298	459	214	227	131	68	87			1514
M. major	10						2	2				2						16
T. bocqueti	1						5	14										20
St. longicaudatus	1													2				3
L. slongata							1											1
L. inornata											2							2
Ps. koreni								1										1
P. curticaudatus	1																	1
P. nanus			2	31	6	1	14	14	17	14	4	14	319	47	36	160	49	657
P. brevirostris s. str.														1				1
A. intermedia	13	145	19	14	1	8	130	294	1	13	6	2	3	1		10	84	744
Pl. littoralis		4	17	1	11	434	52	733	116	37	97	17	86	12	12			1629
N. minuta											4							4
indéterminés	1		1			2	22	66	4	130	63	3	119	50	115	110	11	697
TOTAL	512	3725	2544	1896	5372	1433	3322	4390	1159	1474	2674	2310	1664	4896	4116	9180	5854	56521

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 31.

- Dominances partielles - Vases de mode calme -																	
Date	3/68	mars 69		mai 68		août 68		septembre 68				oct. 1965		novembre 68			1/69
Station	Y	Ai	Ai	Ch	LN	Y	LN	Y	F	LN	LN	Ay	Ay	Y	F	LN	Y
N° du prélèvement	12	42	43	5	32	14	33	15	24	35	36	45	66	16	25	38	17
M. fallax	33,6	66,9	66,5	39,8	39,3	91,5	45,9	77,2	84,3	49,6	63,0	85,9	28,6	43,8	60,5	37,9	38,0
Ps. minor	60,3	-	+	-	1,5	1,7	0,1	6,2	0,3	0,9	0,2	6,9	57,5	35,6	2,2	4,4	24,1
St. (D.) palustris bisp.	1,2	13,5	12,3	2,7	19,1	3,0	1,3	8,6	1,9	11,0	12,9	0,9	0,1	1,8	7,1	7,2	3,3
Pl. littoralis	0,1	0,2	0,3	-	10,0	0,7	2,5	+	1,6	3,6	0,7	-	-	0,2	16,7	5,2	30,3
N. palustris	+	1,4	2,1	0,2	25,7	+	31,1	0,1	+	8,0	9,8	-	-	-	0,3	7,9	0,8
E. garisne	0,2	2,1	0,9	-	0,9	0,3	3,9	0,3	2,2	7,1	3,9	1,2	0,1	0,1	2,1	6,0	0,5
A. intermedia	3,9	+	-	2,5	0,1	0,7	0,9	0,7	3,9	0,2	0,1	0,1	1,5	+	6,7	0,2	0,6
P. nanus	+	0,9	0,9	-	1,5	1,0	2,3	1,1	0,4	2,8	0,6	1,7	0,9	0,2	0,3	19,2	0,1

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 33.

- Faciès des vases d'eetuairee -

Espèces dominantes	Dgm.	Dgm. cumul.	F %		I.b	Cst	Fr /10	Dpm.	p	PxDpm.	Fid.	
M. fallax	34,5	34,5	100	C	121	1	13	34,53	25,71	887,77	35	acc.
N. palustris	23,8	58,3	100	C	108	2	13	23,85	46,30	1104,25	87	élec.
St. (D.) palustris bisp.	11,6	69,9	100	C	91	3	13	11,61	32,05	372,10	62	préf.
H. curticorne	9,7	79,6	100	C	79	4	12	9,74	70,92	690,76	72	préf.
Pl. littoralie	6,7	86,3	100	C	69	5	13	6,72	46,51	312,55	67	préf.
B. gariene	4,6	90,9	100	C	67	6	12	4,65	46,95	218,32	73	préf.
P. nanus	1,9	92,8	100	C	55	7	13	1,94	43,67	84,72	22	acc.
Espèces non-dominantes												
C. perplexa	+		31	F	0	-	0	0,10	7,42	0,74	0	acc.
H. cooperatum	0,3		46	F	5	13	3	0,50	21,10	10,55	1	acc.
Ps. minor	0,5		92	C	22	8	7	0,63	31,72	19,98	4	acc.
Ps. similis	+		38	F	0	-	0	0,06	22,75	1,36	2	acc.
T. discipes	0,1		69	FF	3	15	2	0,12	31,80	3,82	6	acc.
M. littorale	0,1		15	R	10	11	2	0,65	100	65,00	100	cara.
A. limicolus	0,3		92	C	9	12	5	0,37	56,44	20,88	75	préf.
H. junodi	+		38	F	0	-	0	0,09	23,90	2,15	5	acc.
P. spinicauda	+		38	F	0	-	0	0,04	30,64	1,23	.	acc.
C. smirnovi	0,1		31	F	2	16	1	0,26	14,03	3,65	1	acc.
B. buchholtzi	+		46	F	0	-	0	0,04	74,19	2,97	73	préf.
S. propinquum	0,3		85	C	14	9	5	0,31	20,68	6,41	1	acc.
S. longifurcatum	0,1		85	C	5	13	2	0,10	51,83	5,18	45	acc.
A. intermedia	0,1		77	C	14	9	4	0,23	15,71	3,61	0	acc.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 35.

- Abondance des Harpacticoïdes des vases d'estuaires -

Date	3/66	3/68	14/05/68		1/08/1968		28/09/68		19/11/68		1/69	19/03/69		
Station	LN	LN	LN	LN	LN	LN	LN	LN	LN	LN	LN	A1	Ai	
N° du prélèvement	28	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	42	43	TOTAL
C. perplexa							4			1		2	2	9
E. melaniceps						1								1
H. distinctum								1						1
H. cooperatum							2	1	78	11		4	10	106
H. curticorne	2	8	22	13	37	325	332	167	1078	41	642	622	508	3797
M. norvegica						1								1
Ps. minor	1	9	2	18	2	3	24	5	61	74	16		1	216
Ps. similie			1		3	2		2	1					9
A. incerta									1		1			2
L. trisetosus						1								1
E. acutifrons										1				1
T. discipes	1	3	1	1			2			1	7	12	4	32
M. fallax	217	20	281	455	676	490	1326	1456	937	631	955	3277	2738	13459
M. littorale	22	7												29
H. flexus									1					1
P. dovi ?		1							1					2
St. (St.) aemula												1	1	2
St. (D.) paluetrie bisp.	142	7	162	221	19	78	294	299	559	120	1456	662	305	4524
A. limicolue		2	4	2	4	9	5	2	21	10	64	2	2	127
H. junodi		1	3				2		3	3				12
A. ecotti	3	1	3											7
N. typica							2		6					8
M. pygmaea	3													3
I. muellerl		2							1					3
P. spinicauda									1	1	4	1	2	9
C. tenuipee									1					1
C. emirnovl							17	6	5	3				31
E. buchholtzi			3			1	1		1	1	1			8
E. proplnquum	1			2	2	4	6	10	3	2	1	28	51	110
E. curvirostre													2	2
E. earei									1				1	2
E. longifurcatum	1		10	1		1	7	5	2	3	2	2	3	37
E. gariene	4	1	215	10	58	419	190	91	101	100	486	102	36	1813
E. caeni										3	6			9
N. paluetris	3512	47	1283	298	459	1278	214	227	882	131	809	68	87	9295
H. major								2						2
T. bocqueti			2											2
St. longicaudatus									2			2		4
L. elongata		1												1
L. inornata							2		2					4
P. nanus	23	4	5	17	34	11	74	14	31	319	140	47	36	755
P. brevirostris s. str.												1		1
A. intermedia		8	6	1	13	4	6	2		3	14	1		58
Pl. littoralis	361	4	962	116	37	341	97	17	254	86	319	12	12	2618
N. minuta							4		1					5
indéterminés	5			4	130	1	63	3	1322	119	47	50	115	1859
TOTAL	4298	126	2965	1159	1474	2970	2674	2310	5357	1664	4970	4896	4116	38979

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 36.

- Dominances partielles - Vases d'estuaires -													
Date	3/66	3/68	mai 68		août 68		sept. 68		nov.	1968	1/69	mars 69	
Station	LN	LN	LN	LN	LN	LN	LN	LN	LN	LN	LN	Ai	Ai
N° du prélèvement	28	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	42	43
H. curticorne	+	6,3	0,7	1,1	2,5	10,9	12,4	7,2	20,1	2,5	12,9	12,7	12,3
M. fallax	5,0	15,9	9,5	39,3	45,9	16,5	49,6	63,0	17,5	37,9	19,2	66,9	66,5
St. (D.) palustris bisp.	3,3	5,5	5,5	19,1	1,3	2,6	11,0	12,9	10,4	7,2	29,3	13,5	12,3
E. gariene	+	0,8	7,2	0,9	3,9	14,1	7,1	3,9	1,9	6,0	9,8	2,1	0,9
N. palustris	81,7	37,3	43,3	25,7	31,1	43,0	8,0	9,8	16,5	7,9	16,3	1,4	2,1
P. nanus	0,5	3,2	0,2	1,5	2,3	0,4	2,8	0,6	0,6	19,2	2,8	0,9	0,9
Pl. littoralis	8,4	3,2	32,4	10,0	2,5	11,5	3,6	0,7	4,7	5,2	6,4	0,2	0,3

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 37.

- Communauté des vases intertidales -							
Espèces dominantes	Dgm.	Dgm. cum.	Fréquences V_I	V_{II}	V_{III}	Nbre dom.	Nbre princ.
M. fallax	40,4	40,4	C	C	C	3	3
N. palustris	13,2	53,6	R	C	C	2	2
Ps. minor	8,4	62,0		C	C	1	2
St. (D.) palustris bisp.	7,6	69,6	FF	C	C	2	3
Pl. littoralis	5,5	75,1		C	C	2	2
H. curticorne	5,4	80,5		F	C	2	2
H. cooperatum	3,8	84,3	C	FF	F	2	3
E. propinquum	3,8	88,1	C	C	C	1	3
E. gariene	2,9	91,0		C	C	2	2
C. smirnovi	1,4	92,4	C	FF	F	1	3
P. nanus	1,2	93,6		C	C	2	2
A. intermedia	1,1	94,7	C	C	C	2	3
Espèces non-dominantes							
C. perplexa	0,4		C	FF	F	1	3
H. distinctum	0,2		C	R	R	0	2
Ps. similis	0,2		C	F	F	1	3
E. acutifrons	+		R	R	R	0	1
T. discipes	0,2			FF	FF	0	2
St. (St.) aemula	+		FF	R	R	0	1
A. limicolus	0,2			FF	C	0	2
H. junodi	0,1		C	F	F	0	3
E. curvirostre	+		F	R	R	0	1
E. sarsi	+		C	R	R	0	1
E. longifurcatum	0,1		R	FF	C	0	2
E. caeni	0,1		C	F	R	0	2
H. major	0,1		C	R	R	1	1
T. bocqueti	+		R	R	R	0	0
St. longicaudatus	+		R	R	R	0	0

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 41.

- Faciès des sables vaseux -												
Espèces dominantes	Dgm.	Dgm. cumul.	F %		I.b	Cst	Fr /10	Dpm.	P	P×Dpm.	Fid.	
A. intermedia	89,5	89,5	100	C	259	1	26	89,46	20,41	1825,88	74	préf.
H. herdmani	3,0	92,5	81	C	162	3	20	5,47	27,55	150,70	71	préf.
C. perplexa	2,3	94,8	85	C	165	2	22	2,68	20,33	54,48	5	acc.
M. fallax	1,7	96,5	46	F	87	4	12	2,59	11,82	30,61	1	acc.
Espèces non-dominantes												
Ps. minor	0,2		46	F	47	10	9	0,49	15,86	7,77	2	acc.
Ps. beduina	0,1		15	R	14	18	3	1,41	8,93	12,59	25	acc.
A. incerta	0,6		42	F	81	6	11	1,87	25,77	48,19	3	acc.
T. discipes	0,4		46	F	65	7	10	0,58	21,20	12,30	19	acc.
Th. hyaenae	0,3		54	FF	65	7	13	0,97	25,59	24,82	1	acc.
H. flexus	0,3		27	F	40	11	7	2,24	25,71	57,59	80	élec.
St. (D.) palustris bisp.	0,1		27	F	23	14	6	0,22	8,65	1,90	.	acc
C. smirnovi	+		31	F	32	12	8	0,10	14,03	1,40	0	acc.
E. propinquum	0,1		62	FF	57	9	13	0,09	15,08	1,36	0	acc.
T. bocqueti	0,6		54	FF	86	5	14	0,89	26,86	23,91	2	acc.
P. nanus	0,1		27	F	30	13	6	0,23	11,79	2,71	1	acc.
Pl. littoralis	0,1		19	R	23	14	4	0,18	8,84	1,59	0	acc.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 45.

— Abondance des Harpacticoïdes dans le sable vaseux —

Date	368	27/09/68	5/68	368	05/68	8/68	1/69	1065	366	15/03/68		13/05/1968		
Station	Ch	Ch	Y	Y	F	F	F	Ay	Ay	Ay	Ay	Ay	Ay	Ay
N° du prélèvement	4	10	13	19	22	23	27	44	49	50	51	52	53	54
L. rosea					1									
L. weberi														
L. scotti														
C. perplexa	34	21	43		35	87		95	10	214	12	155	6	
E. dentatum														
E. melanicapa									6					
H. propinquum		1												
H. herdmani	21	261	187	2				225	16	98	4	775	126	14
H. cooperatum		6		3										
H. paraspinicauda														
Halectinosoma sp. 2		2												
Pe. minor				11	3		1						360	2
Pe. similis														
Ps. beduina	1	1												
A. incerta					8			85		4	32	5		92
A. littoralis														
E. acutifrons														
T. diacipaa		3		2		1	18	1			42		42	66
M. fallax		149	19	142	4	3	377	2	10				852	
Th. hyaenae		2	1							1		40	6	4
H. gracilis												45	6	4
H. flexus		31	7											
T. furcata														
P. irelandica														
P. dovi														
R. rufocincta														
S. (O.) palustris biop.	2	2		16			10				2		6	2
Stanhelia (D.) sp.														
Pa. phylloaatoae														
A. scotti		1												
N. typica				1	2									
Ps. minutus s. str.		1												
A. brevicornis														4
Pa. crassicornis														
S. peresi	1													
K. constrictus s. str.														
A. arenicolus														
M. lilljeborgi														
E. richardi				2										
B. minutus													6	
E. incerta														
L. laticaudatus interm.														
P. spinicauda					7									
C. limicola											4		6	
C. tenuipes		1												
C. smirnovi	4	3		7		2							36	
E. buchholtzi						1								
E. propinquus	2	1	1	3	2	7	4				4		6	8
E. curvirostre						1								
E. longifurcatus						3	10							
E. gariane						4	4				2		6	
E. coeni											2			
N. palustris				2		1	3							
H. major				2									6	
T. bocqueti						31	105	18		40	2	8	30	30
St. longicaudatus						1								
L. longicaudata				2										
P. nanus				7			3	1					66	6
A. intermedia	271	758	151	2083	761	15267	4460	1036	8490	78	2492	2828	8505	10572	4876
Pl. littoralis				15	1	9	19							
L. acanthe														
N. minuta							2							
N. tenuifurca														
P. gracilis														2
indéterminés		19	1	6		2	2			1				
TOTAL	336	1263	410	2306	788	15388	5106	1058	8905	152	2810	2940	9525	12138	5110

Source : MNHN, Paris

— Abondance des Harpacticoïdes dans le sable vaseux —												
Date	30/07/68		26/09/1968			11/68	01/69	4/68	868	1068	369	
Station	Ay	Ay	Ay	Ay	Ay	Ay	Ay	R	R	R	R	
N° du prélèvement	55	56	57	58	59	61	63	92	95	96	99	TOTAL
L. roses										1		2
L. wabari								3	17			20
L. scotti									8			8
C. perpiexa	660	99	470	143	30	207	207	252	164	64	14	3042
E. dentatum		3										3
E. meianicaps												6
H. propinquum								2	5			8
H. hardmani	365		1425	583	36	1035	909	18	96	80	5	6281
H. cooperatum								1				10
H. paraspinicauda											1	1
Halectinosoma sp. 2												2
Pa. minor		39	5		15	9			1	1	2	449
Pa. aimiiis	3								1			6
Ps. beduina			10						46			58
A. incarta	585	111		253	192			8				1375
A. littoraiis								3				3
E. scutifrona								1	21			22
T. diecipes	65	312		33	36							621
M. feiiax		108			45		9					1720
Th. hyaenae			45	11		342	198	1	85	12	1	749
H. graciiis			10									65
H. fiexus			100	22	6	.			82	35		283
T. furcata			5								1	6
P. ireiandica										1		1
P. dovi						9						9
R. rufocincta										1		1
S. (D.) paiustris biap.												40
Stanheiia (D.) ap.									1			1
Ps. phyiiocatosa								11				11
A. acotti								1		1	2	5
N. typica												3
Pa. minutus s. str.												1
A. brevicornis												4
Ps. crassicornis											1	1
S. peresi												1
K. constrictus s. str.								1				1
A. arenicoius								.1	1			2
M. iiiljeborgi					3							3
E. richardi												2
B. minutus												6
E. incerta								6				6
L. iaticaudatus interm.								3				3
P. apinicauda												7
C. iimicoia												10
C. tenuipes												1
C. smirnovi	10	3								1		66
E. buchholtzi												1
E. propinquum		3	10				18	2	1		1	73
E. curviroatra												1
E. iongifurcatum								2				15
E. gariene							9					25
E. caeni												2
N. palustris												6
H. major												8
T. bocqusti	65				3		9	73	13	13		440
St. iongicaudatus												1
L. iongicaudata												2
P. nanus		6			27							116
A. intermedia	6955	3015	2740	24178	3684	18603	14265	1192	424	526	19	138229
Pi. littoralis								1				45
L. acantha								10				10
N. minuta												2
N. tenuifurca								1				1
P. graciiis												2
indéterminés								15		2	1	49
TOTAL	8710	3699	4820	25223	4077	20205	15624	1608	966	738	48	153953

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 46.

- Faciès des sables propres de mode battu -												
Espèces dominantes	Dgm.	Dgm. cumul.	F %		I.b.	Cst	Fr /10	Dpm.	P	PxDpm.	Fid.	
Th. hyaenae	55,8	55,8	87	C	124	2	13	59,12	41,23	2437,52	98	élec.
C. perplexa	40,4	96,2	100	C	137	1	15	40,40	23,92	966,37	91	élec.
Espèces non-dominantes												
L. weberi	0,1		13	R	6	16	2	1,75	20,31	35,54	66	préf.
E. melaniceps	0,4		7	R	8	13	1	11,39	36,84	419,61	83	élec.
H. propinquum	0,9		47	F	53	4	7	2,31	27,81	64,24	48	acc.
H. herdmani	0,3		60	FF	61	3	9	0,56	20,41	11,43	6	acc.
Ps. beduina	0,5		53	FF	53	4	8	0,84	31,55	26,50	53	préf.
E. acutifrons	0,6		40	F	38	6	5	1,82	52,63	95,79	83	élec.
T. furcata	0,2		7	R	6	16	1	5,62	46,67	262,29	96	élec.
A. arenicolus	0,1		13	R	14	8	2	8,02	37,14	297,86	45	acc.
L. laticaudatus interm.	0,1		7	R	8	13	1	18,67	63,64	1188,16	99	élec.
A. intermedia	0,2		33	F	24	7	4	1,01	6,73	6,80	0	acc.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 48.

- Abondance des Harpacticoïdss dans les sables propres de mode battu -

Dats	26/10/65		3/66	4/66	8/66	6/10/67		4/68	6/68	8/68	22/10/68		12/68	7/66	6/68	
Station	LC	LC	LC	LC	LC	LC	LC	LC	LC	LC	LC	LC	LC	R	R	
N° du prélèvement	67	68	69	71	75	76	77	78	80	81	82	83	84	91	94	TOTAL
L. weberi										15					1	16
C. perplsxa	967	3675	1050	2445	3510	4680	2146	2720	3130	60	336	641	75	24	45	25505
E. melaniceps										73						73
H. propinquum	2				15		18			91	32	14			4	176
H. herdmani			6	15	25		8		10	25	3	2			14	108
H. cooperatum							1									1
Ps. minor															1	1
Pe. beduina			4		30		1	240	200	14	1		2			492
E. acutifrons				30			3			5			2	2	102	144
Th. hyaenae	2387	5975	2400	23955	3300		14	11360	15330	285	151	50	1331		75	66613
H. gracilis	2															2
H. flsxus										5					2	7
H. littoralis										3						3
T. furcata										36						36
Sc. longicauda										2			1			3
P. sphaericus										2			1			3
P. clausi										1						1
D. tisboidse										7						7
T. massiliensis			4													4
P. longirostris			2													2
Pe. minutus s. str.						5										5
A. monardi										1						1
A, arenicolue														26	2	28
E. incerta															1	1
L. laticaudatus interm.														14		14
P. epinicauda														4		4
E. propinquum							1			2						3
T. bocqueti														1		1
L. inornata										6						6
H. etrömi s. etr.			2													2
P. brevirostris s. str.										7						7
A. intermedia					5					1		1		2	26	35
L. acantha														1	1	2
L. lamellifera			4													4
indéterminés					5			10						1		16
TOTAL	3358	9650	3472	26445	6890	4685	2192	14330	18670	641	523	708	1412	75	274	93325

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 51

- Faciès des sables de haut niveau -

Espèces dominantes	Dgm.	Dgm. cumul.	F %		I.b	Cst	Fr /10	Dpm.	P	PxDpm.	Fid.	
A. intermedia	27,0	27,0	100	C	59	2	7	27,00	20,41	551,07	22	acc.
T. bocqueti	26,8	53,8	100	C	38	3	6	26,85	49,75	1335,79	98	élec.
A. incerta	25,0	78,8	100	C	61	1	7	25,00	61,35	1533,75	97	élec.
P. nanus	3,6	82,4	43	F	8	16	3	13,75	16,66	229,07	60	préf.
N. typica	3,1	85,5	14	R	8	16	1	18,06	22,95	414,48	98	élec.
P. spinicauda	2,8	88,3	57	FF	26	4	4	4,56	45,97	209,62	86	élec.
L. acantha	2,7	91,0	14	R	8	16	1	11,64	45,16	525,66	94	élec.
E. incerta	1,9	92,9	29	F	11	8	2	7,14	87,89	627,53	99	élec.
Ps. phyllosetosa	1,8	94,7	29	F	11	8	2	7,10	87,89	624,02	99	élec.
A. arenicolus	1,5	96,2	14	R	8	16	1	9,01	40,00	360,40	55	préf.
H. herdmani	1,1	97,3	43	F	15	5	2	2,15	14,62	31,43	15	acc.
Espèces non-dominantes												
C. perplexa	0,2		57	FF	10	13	3	0,42	13,64	5,73	.	acc.
Ps. minor	0,1		57	FF	11	8	3	0,28	19,65	5,50	1	acc.
A. littoralis	0,2		29	F	11	8	2	0,94	87,88	82,61	97	élec.
T. discipes	0,7		43	F	13	7	2	1,73	19,81	34,27	52	préf.
M. fallax	0,1		43	F	6	20	2	1,46	11,05	16,13	1	acc.
Th. byaenae	0,3		29	F	10	13	2	0,78	13,74	10,72	0	acc.
H. gracilis	0,1		29	F	11	8	2	0,22	50,88	11,19	64	préf.
A. subdebilis	+		29	F	4	24	1	0,06	67,44	4,05	55	préf.
A. scotti	0,1		43	F	14	6	3	0,29	39,09	11,34	48	acc.
E. propinquum	0,1		57	FF	10	13	3	0,13	13,87	1,80	0	acc.
N. palustris	0,1		14	R	5	21	1	0,46	6,48	2,98	0	acc.

Source : MNHN, Paris

- Abondance des Harpacticoïdes dans les sables de haut niveau -

Date	5/68	9/68	11/68	1/69	3/66	4/68	12/68	
Station	Y	Ay	Ay	Ay	R	R	R	
N° du prélèvement	20	60	62	64	88	93	98	TOTAL
L. rosea	1							1
C. perplexa	4	1		1	17			23
E. dentatum		1						1
H. herdmani	2		115	7				124
Ps. minor	1	2		5			3	11
Ps. beduina	1							1
A. incerta	42	480	1300	594	22	750	104	3292
A. littoralis						20	11	31
T. discipes		1	72	5				78
M. fallax	4	1		2				7
Th. hyaenae	8		30					38
H. gracilis		7	1					8
H. flexus					2			2
H. obscurus	1							1
Ps. dovi ?			1					1
St. (D.) palustris bisp.	3							3
T. massiliensis		3						3
A. subdebilis		1	1					2
Ps. phyllosetosa						512	6	518
A. scotti		2	1	10				13
N. crassicornis	353							353
Ps. coulli					1			1
A. arenicolus					176			176
M. lilljeborgi		3						3
M. pontica		1						1
E. richardi				1				1
B. (Limo.) praegeri					2			2
E. incerta						517	5	522
P. spinicauda	204				19	10	87	320
E. propinquum	2	4		1		2		9
N. palustris	9							9
T. bocqueti	7	1	9	1	1446	3792	74	5330
Ps. koreni	1							1
P. nanus	367	46					1	414
A. intermedia	937	130	1359	294	269	10	77	3076
Pl. littoralis	4							4
L. acantha						757		757
indéterminés	3	5	1			127		136
TOTAL	1954	689	2890	921	1954	6497	368	15273

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 55.

- Communauté des sables intertidaux -							
Espèces dominantes	Dgm.	Dgm. cum.	Fréquences S_I	S_{II}	S_{III}	Nbre dom.	Nbre princ.
A. intermedia	61,1	61,1	C	F	C	2	3
Th. hyaenae	12,6	73,7	FF	C	F	1	3
C. perplexa	10,5	84,2	C	C	FF	2	3
T. bocqueti	4,1	88,3	FF	R	C	1	2
A. incerta	3,9	92,2	F		C	1	2
H. herdmani	2,2	94,4	C	FF	F	2	3
M. fallax	1,1	95,5	F		F	1	2
Espèces non-dominantes							
E. melaniceps	0,1		R	R		0	1
H. propinquum	0,2		R	F		0	1
Ps. minor	0,1		F	R	FF	0	2
Ps. beduina	0,2		R	FF	R	0	2
E. acutifrons	0,2		R	F		0	1
T. discipes	0,4		F		F	0	2
H. gracilis	+		R	R	F	0	1
H. flexus	0,2		F	R	R	0	1
Ps. phyllosetosa	0,3		R		F	1	1
N. typica	0,4		R		R	1	1
A. arenicolus	0,2		R	R	R	1	2
E. incerta	0,3		R	R	F	1	1
P. spinicauda	0,4		R	R	FF	1	1
E. propinquum	0,1		FF	R	FF	0	2
P. nanus	0,5		F		F	1	2
L. acantha	0,4		R	R	R	1	1

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 59.

Communauté	VASES			SABLES			
Faciès	V_I	V_{II}	V_{III}	S_I	S_{II}	S_{III}	Moyenne
Nbre total d'espèces	43	51	45	64	34	37	
Indice de diversité	6,2	5,6	5	6,3	3,4	4,5	
Nbre sp. dominantes	10	10	7	4	2	11	
% sp. dominantes	23,2	19,6	15,5	6,2	5,9	29,7	
Dgm cumulées	93,0	96,4	92,8	96,5	96,2	97,3	95,4%
Dgm maxim.	39,2	57,8	34,5	89,5	55,8	27,0	
Nbre sp. caractéristiques			1				
Nbre sp. électives	16	1	1	1	6	8	
Nbre sp. préférantes	1	1	6	2	2	5	
Total	17	2	8	3	8	13	
Proportion (%)	39,2	3,9	17,8	4,7	23,5	35,1	
Dgm cumulées des préférantes et électives	89,6	71,1	56,8	92,8	98,1	70,2	79,8%

Source : MNHN, Paris

Faciès	V_I	V_{II}	V_{III}	S_I	S_{II}	S_{III}
Longipedia rossa Sars	+	+		+		+
L. weberi A. Scott	+			+	+	•
L. ecotti Sars				+		
Canuella perplexa T. et A. Scott	+	+	+	+	+	+
Ectinosoma normani T.et A. Scott	+	+				
E. dentatum Steusr	+			+		+
E. melanicaps Boeck			+	+	+	
Halsctinosoma propinquum (T. st A. Scott)	+	+		+	+	
H. distinctum (Sare)	+	+	+			
H. hardmani (T. st A. Scott)	+	+		+	+	+
H. curticorne (Bosck)		+	+			
H. cooperatum Bodin, Bodiou st Soyer	+	+	+	+	+	
H. paraspinicauda n. sp.				+		
Halectinosoma sp.1	+					
Halsctinosoma sp.2				+		
Microestella norvegica Boeck			+			
Pseudobradya minor (T. st A. Scott)		+	+	+	+	+
Ps. similis (T. st A. Scott)	+	+	+	+		
Ps. beduina Monard	+	+		+	+	+
Pseudobradya sp.				+		
Arenosetella incerta Chappuis		+	+	+		+
Arenosetella littoralis n. sp.				+		+
Leptocaris trisetosus (Kunz)			+			
Eutsrpina acutifrons (Dana)	+	+	+	+	+	
Tachidius discipss Giesbrecht		+	+	+		+
Microarthridion fallax Perkins	+	+	+	+		+
M. littorals (Poppe)			+			
M. parkinsi Bodin	+					
Thompsonula hyasnae (J.C. Thompson)	+	+		+	+	+
Harpacticus gracilis Claus		+		+	+	+
H. flexus Brady st Robertson	+		+	+	+	+
H littoralis Sars					+	
H. obscurus T. Scott						+
Tisbe furcata (Baird)				+	+	
Scutellidium longicauda (Philippi)					+	
Tachidiella minuta Sars	+	+				
Parategastes sphasricus Claus					+	
Parathalestris clausi (Norman)	+	+			+	
P. irelandica Roe				+		
P. dovi Marcus ?			+	+		+
Rhynchothalestris rufocincta (Brady)				+		
Dactylopodia tisboides (Claus)					+	
Stenhelia (St.) asmula (T. Scott)	+	+	+			
St. (D.) paluetris bispinosa Bodin	+	+	+	+		+
St. (D.) giesbrechti T.st A. Scott	+					
Stenhelia (D.) sp.				+		
Tsissierella maesilieneis Bodin					+	+
Paramphiascopsis longirostris (Claus)					+	
Typhlamphiascus confusus (T. Scott)	+					
Amphiascoides subdebilis (Willey)	+					+
A. limicolus (Brady)		+	+			
Haloschizopera junodi (Monard)	+	+	+			
Psammotopa phyllosetosa (Noodt)				+		+

Source : MNHN, Paris

Faciès	V_I	V_{II}	V_{III}	S_I	S_{II}	S_{III}
Ameira ecotti Sare	+		+	+		+
Nitocra typica Boeck		+	+	+		+
Peyllocamptus minutus e. etr. Sare				+	+	
Ameiropsis brevicornis Sare				+		
Pseudameira crassicornis Sars				+		+
Sareameira parva (Boeck)	+					
S. longiremis (T. Scott)		+				
S. peresi Bodin				+		
Ameiropsyllus monardi n. gen., n. sp.					+	
Klipsyllus constrictus s. etr. (Nicholls)				+		
Apodopsyllus arenicolus (Chappuis)				+	+	+
Mesochra pygmaea (Claus)	+		+			
M. lilljeborgi Boeck				+		+
M. heldti Monard		+				
M. pontica Marcus		+				+
Epactophanes richardi Mràzek		+		+		+
Itunella muelleri (Gagern)			+			
Bryocamptus minutus (Claus)				+		
B. (Limo.) praegeri (Scourfield)						+
Evansula incerta (T. Scott)				+	+	+
Leptastacus laticaudatus intermedius Kunz				+	+	
Paraleptastacus spinicauda (T. et A. Scott)		+	+	+	+	+
Cletodes limicola Brady	+	+		+		
C. tenuipes T. Scott	+		+	+		
C. smirnovi Bodin	+	+	+	+		
Enhydrosoma huchholtzi (Boeck)		+	+	+		
E. propinquum (Brady)	+	+	+	+	+	+
E. curvirostre (T. Scott)	+	+	+	+		
E. carei (T. Scott)	+	+	+			
E. longifurcatum Sars	+	+	+	+		
E. gariene Gurney		+	+	+		
E. caeni Raibaut	+	+	+	+		
Nannopus palustris Brady	+	+	+	+		+
Heteropsyllus major (Sare)	+	+	+	+		
Tryphoema bocqueti (Bozic)	+	+	+	+	+	+
Stylicletodes longicaudatus Brady et Robert.	+	+	+	+		
Laophonte longicaudata Boeck	+			+		
L. elongata Boeck		+	+			
L. ornata A. Scott		+	+		+	
Pseudonychocamptus koreni (Boeck)		+				+
Heterolaophonte strömi s. etr. (Baird)					+	
Paronychocamptus curticaudatus (Boeck)	+	+				
P. nanus (Sars)		+	+	+		+
Paralaophonte brevirostris e. etr. (Claus)		+	+		+	
Asellopsis intermedia (T. Scott)	+	+	+	+	+	+
Platychelipus littoralis Brady		+	+	+		+
Laophontina acantha Noodt				+	+	+
Leophontopsis lamellifera (Claus)					+	
Normanella minuta (Boeck)		+	+	+		
N. tenuifurca Sars				+		
Pilifera gracilis Noodt				+		

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE

6 564 0186 15

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

27 AVRIL 1977

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris
C.C.P. : Paris 9062-62

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (paraît depuis 1939).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895 ; 4 livraisons par an).

Grands naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1936. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A. Zoologie ; B. Botanique ; C. Sciences de la terre ; D. Sciences physico-chimiques. Sans périodicité).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Bulletin du Laboratoire maritime de Dinard (Ille-et-Vilaine). Depuis 1928.

Objets et Mondes. La revue du Musée de l'Homme. Directeur : M. J. Millot, Palais de Chaillot, 75116 Paris ; depuis 1961 ; trimestriel.

Mammalia. Morphologie, Biologie, Systématique des Mammifères. Directeur : M. J. Dorst, Laboratoire de Zoologie des Mammifères, 55, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1936 ; trimestriel.

Index Seminum Horti parisiensis. Service des Cultures, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1822 ; échange.

Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée, suite de *Revue internationale de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale*, depuis 1954. Laboratoire d'ethnobotanique, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Adansonia (suite aux *Notulae Systematicae*). Directeur : M. A. Aubréville, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue Buffon, 75005 Paris ; sans périodicité.

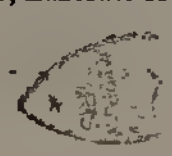
Revue Algologique. Directeur : M. R. Lami, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1924.

Revue Bryologique et Lichénologique. Directeur : M^me^ V. Allorge, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1874.

Revue de Mycologie. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1928.

Cahiers de La Maboké. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1963.

Pollen et Spores. Directeur : M^me^ Van Campo, Laboratoire de Palynologie, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1959 ; semestriel.



Source : MNHN, Paris